Beitrag zur Kenntnis der Laichgallerten und der Biologie der Embryonen decapoder Cephalopoden

---

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

vorgelegt der

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN ABTEILUNG DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Lucius JECKLIN

(Basel)

GENÈVE
IMPRIMERIE A. KUNDIG
1934

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546709_0140

Beitrag zur Kenntnis der Laichgallerten und der Biologie der Embryonen decapoder Cephalopoden

---

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der

Philosophischen Fakultät der Universität Basel

von

Lucius JECKLIN

(Basel)

GENÈVE
Imprimerie A. Kundig
1934

Genehmigt von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der philosophischen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. A. Portmann und Dr. E. Handschin.

Basel, den 27 Februar 1934.

Prof. Th. Niethammer,
Dekan.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Separatabdruck aus *Revue suisse de Zoologie*, T. 41, N° 37, 1934.

Meinen lieben Eltern
in Dankbarkeit gewidmet.

CURRICULUM VITAE.

Ich, Lucius Jecklin, von Basel, wurde am 12. November 1909 in Basel geboren als Sohn des Dr. Lucius Jecklin, Gymnasiallehrer, und seiner Gattin Frieda geb. Levy. Nach dem Besuch der hiesigen Primarschule (1916-1920) trat ich in das Unt. Gymnasium ein, wo ich bis Weihnachten 1921 blieb. Hierauf absolvierte ich die beiden letzten Klassen der Unt. und alle Klassen der Ob. Realschule zu Basel. Nach bestandener Maturität (Frühjahr 1928) liess ich mich an der philosophischen Fakultät der hiesigen Universität immatrikulieren. Im Frühjahr 1932 erwarb ich nach bestandener wissenschaftlicher und pädagogischer Prüfung das Basler Mittellehrerdiplom.

Die vorliegende Arbeit ist unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. Ad. Portmann in den Jahren 1932 bis 1934 entstanden. Sie verlangte mehrere Studienaufenthalte am Meere, so in Neapel und Banyuls-sur-Mer (1932, 1933).

Ich besuchte die Vorlesungen und Uebungen der folgenden Herren Professoren und Dozenten: Buchner, Buxtorf, Flatt, Geigy, Gschwind, Handschin, Häberlin, Jaeger, Leuthardt, Ostrowski, Portmann, Senn, Spiess, Vischer, Vosseler und Zschokke. Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen diesen Herren, vor allem aber meinem verehrten Lehrer Prof. Portmann, für ihre Bemühungen meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Tome 41, N° 37. — Octobre 1934.

Beitrag zur Kenntnis der Laichgallerten und der Biologie der Embryonen decapoder Cephalopoden

von

Lucius JECKLIN

Basel

Mit 22 Textfiguren und 29 Tabellen.

INHALT.

Seite

Einleitung 595

I. Teil.

Bau der Eiablage von *Loligo* und anderen decapoden Cephalopoden 597
Technik 597

A. *Loligo vulgaris:*
a) Bau der Laichgallerte 598
b) Bildung und Ablage der Laichschnüre von *Loligo* 603

B. Bau der Laichgallerte von *Alloteuthis subulata* 605

C. Bau der Totaleier von *Sepia officinalis* und *Sepiola robusta* . 607

II. Teil.

Technische Vorbemerkungen 611

A. Wachstum der Laichgallerte, sowie der Eier und Embryonen von *Loligo vulgaris:*
a) Entwicklungsdauer. Naef'sche Stadien 612
b) Gewichtsänderungen der Laichgallerte im Laufe der Embryonalentwicklung 613

Seite

c) Gewichtsänderungen der Eier und Embryonen im Laufe der Entwicklung 619

d) Volumänderungen der Eier und Embryonen im Laufe der Entwicklung 627

B. Wachstum der Eier und Embryonen von *Alloteuthis subulata* 632

C. Wachstum der Totaleier, Eier und Embryonen von *Sepietta oweniana* (?) und *Sepiola robusta:*

a) Gewichtszunahme der Totaleier 633

b) Gewichtszunahme der Eier und Embryonen 634

III. Teil.

A. Die Bedeutung der Hüllen während der Embryonalentwicklung 638

B. Die physikalisch-chemischen Kräfte beim Wachstum der Eimasse:

a) Entstehung des perivitellinen Raumes 645

b) Das Wachstum des perivitellinen Raumes im abgeänderten Aussenmedium 646

c) Die Bedeutung der Embryonen beim Wachstum der Eimasse 652

d) Die osmotischen Systeme der Eier von *Loligo* und *Sepietta* 656

C. Die Bedeutung der perivitellinen Flüssigkeit 659

IV. Teil.

Zum Schlüpfvorgang der Embryonen von *Loligo vulgaris*. . . 661

Zusammenfassung der Resultate 668

Literaturverzeichnis 671

EINLEITUNG.

Die Eier vieler Tiere werden nicht nur von einer sekundären Hülle (dem Chorion) eingeschlossen, sondern bei der Eiablage vom Muttertier noch mit weiteren Hüllen umgeben. Die einfachste Form dieser sog. tertiären Hüllen sind Gallertmassen. Solche kennen wir bei Amphibien, Insekten, Schnecken, Tintenfischen und Würmern.

Die Bedeutung dieser Gallerthüllen für die Entwicklung der Embryonen ist bisher, im Gegensatz zu der von Eiweiss und Schale mancher Eier (Vögel, Reptilien), nur ungenügend betont worden. Auch die Untersuchungen der Hüllstruktur und der stofflichen Zusammensetzung, die Voraussetzung für eine tiefere Einsicht sind, fehlen in den meisten Fällen. Einzig die Gallerten der Amphibieneier und in beschränktem Masse diejenigen einiger Schnecken sind Gegenstand gelegentlicher Untersuchungen gewesen (Hykes, Voss, Bialascewicz, Hertling).

So erschien es als interessante Aufgabe, die Laichgallerte der decapoden Cephalopoden zu untersuchen. Die gute Kenntnis der Entwicklung des Embryos, die in der Monographie von A. Naef ausführlich dargestellt ist, erleichterte die Aufgabe wesentlich. Auch die einzelnen Untersuchungen an *Sepia* (Ranzi, Wetzel) waren eine wertvolle Vorarbeit.

In einer Arbeit über «*l'accrescimento dell' embrione dei Cefalopodi*» hat Ranzi (1930) das Wachstum der Embryonen von *Sepia officinalis* in speziellem Hinblick auf die Herkunft der mineralischen Substanzen erforscht. Die hier vorliegende Arbeit vergleicht an *Loligo vulgaris* die wertvollen Resultate von Ranzi, untersucht aber in der Hauptsache das Eiwachstum und seine Ursachen bei einigen decapoden Cephalopoden. Bekanntlich bleiben die Eier der Octopoden im Laufe der Embryonalentwicklung gleich gross (vergl. Portmann 1933), während dies bei den Decapoden nicht der Fall ist. Die Vergrösserung der bei der Ablage im Gegensatz zu den Ocotopoden mit weichen Gallerthüllen umwickelten Eier wird hauptsächlich durch das Anwachsen der perivitellinen Flüssigkeit bei fortschreitender Entwicklung bedingt.

Im zweiten Teil der vorliegenden Arbeit wird deshalb die Grössenzunahme der Eier, spez. von *Loligo* und *Sepiola*, rein zahlenmässig erfasst und dargestellt, wobei selbstverständlich das Frisch- und Trockengewicht der Eier, sowie der Embryonen und Hüllen, neben ihren Volumina berücksichtigt wurden. Es stellte sich im Weiteren die Aufgabe, die Ursachen der Volumvergrösserung der Eier zu erforschen. Dabei wurde das Augenmerk namentlich drei Punkten gewidmet (beim Wachstum der Eimasse):

a) der Rolle der Hüllen;
b) den physikalisch-chemischen Kräften, und
c) der Bedeutung der Embryonen.

Zur Ergänzung wurden in einem abschliessenden Teile einige Beobachtungen über das Ausschlüpfen der Embryonen von *Loligo*, die sich bei der Untersuchung der physikalisch-chemischen Bedingtheit des Wachstums ergaben, zusammengestellt.

Da in der vorhandenen Literatur die Bezeichnungen der verschiedenen Teile des Laiches stark schwanken, seien die von mir gebrauchten Ausdrücke schon in der Einleitung definiert:

Laichgallerte *(Loligo, Alloteuthis)* = Eier + (tertiäre) Hüllen;
Totalei *(Sepia, Sepiola)* = Ei + (tertiäre) Hüllen;
Ei = Embryo + perivitelline Flüssigkeit + Chorion (Eihülle);
Embryo = Embryogewebe + Dotter;
Embryo o. D. = Embryo ohne äusseren Dottersack.

Die Untersuchungen sind in der Hauptsache im Herbst 1932 und im Sommer 1933 in Banyuls-sur-mer und im Frühjahr 1933 in Neapel unternommen worden. Für die freundliche Aufnahme in den beiden Laboratorien spreche ich den Herren Professoren O. Duboscq und R. Dohrn auch an dieser Stelle meinen besten Dank aus. Mein Dank gebührt aber vor allem meinem hochgeehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Portmann, der mich beim Zustandekommen dieser Arbeit stets unterstützt und gefördert hat.

I. TEIL.

Bau der Eiablage von *Loligo* und anderen decapoden Cephalopoden.

Die Struktur der tertiären Eihüllen der Kopffüssler wurde von den meisten Cephalopodenforschern vernachlässigt. Ihr Augenmerk galt fast ausschliesslich dem sich entwickelnden Embryo. Wie gross die Bedeutung dieser kolloidalen Hüllen für die Entwicklung der Eier ist, wird im III. Teil gezeigt. Es ist aber, wie aus der einleitend dargestellten Problemstellung hervorgeht, für uns unerlässlich, vorerst den Bau der Eiablagen und ihre Entstehung bei einigen decapoden Cephalopoden zu kennen.

Ueber den Chemismus der Hüllen haben wir nur eine äusserst knappe Angabe von O. Fürth (1902, p. 257) gefunden. Es handelt sich darnach um ein Glykoproteid mit grossem Zuckergehalt. Weitere chemische Untersuchungen der Gallerthüllen von *Loligo* wären sehr wertvoll.

Technik.

Die untersuchten Eiablagen wurden alle frisch in 10%-igem Formol fixiert. Durch dieses Verfahren bleiben sie ausgezeichnet erhalten. In Anbetracht der äusserst wasserreichen lockeren Gallertmassen — speziell bei *Loligo* — kam eine Einbettung der Eiablage weder in Celloidin noch Paraffin in Frage. Auch die von Romeis (1928) angegebenen Methoden von Gelatine-Einbettung (Graeff und ten Berge) eigneten sich nicht, weil bei diesem Verfahren eine Imprägnierung des Objektes in Gelatine im Thermostat vor sich gehen muss, was wegen der Wasserverdunstung die Laichpatrone zusammenschrumpfen lässt. Die Gallerte, resp. Teile davon, wurden deshalb teils in 25%-ige Gelatine (25 g Gelatine + 75 ccm 1%-iges Karbolwasser) eingebettet, teils ohne weitere Vorbereitung mit 3%-iger Gelatinelösung auf dem Gefriertisch gehärtet und hierauf mit dem Gefriermikrotom geschnitten. Die Schnitte (60-150 μ dick) wurden im Wasser aufgefangen und direkt studiert. Einige Male wurden Schnitte auch mit Alaunkarmin

angefärbt. Zur längeren Aufbewahrung der Gefrierschnitte eignet sich eine schwache Formollösung.

A. *Loligo vulgaris* Lam.

a) *Bau der Laichgallerte.*

Das Weibchen von *Loligo* heftet seine Laichschnüre in Klumpen, zu 15 und mehr zusammengekittet, an Tange, Korallenstücke u.a.m. Die Länge der Laichpatrone schwankt zwischen 6 und 12 cm, die Dicke zwischen 8 und 12 mm. Pro Eipatrone finden sich ca. 80 Eier (in Banyuls-sur-mer und Neapel). Rein äusserlich betrachtet, besteht jede Eischnur aus einem vorderen, zylindrischen oder zigarrenförmigen Teile, dem eigentlichen Eibehälter, der sich in einen kurzen Stiel (Länge des Stieles ca. 5 mm) verlängert. Die verschiedenen Stiele einer Ablage werden durch eine strukturlose, klebrige Gallertmasse zusammengehalten.

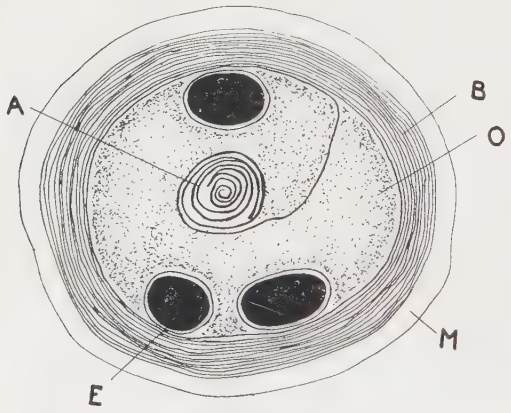

Fig. 1.
Querschnitt durch die Laichgallerte von *Loligo vulgaris*. (Schema.)
A, B = Nidamentgallerte; O = Oviduktgallerte; E = Eier; M = Aussenhülle.
(Schichtungen der Aussenhülle nicht eingezeichnet)

Querschnitte durch den vorderen Teil einer Laichpatrone zeigen (Fig. 1 und Fig. 2) in der Mitte eine aufgewickelte Gallertmasse A, die sich nach aussen hin in einen äusseren gewickelten Gallertmantel B fortsetzt und so in grossem Bogen die «Oviduktgallerte» O mit den darin befindlichen Eiern E umfasst. Der gewickelte Gallertteil A, B, die «Nidamentgallerte», besteht innen aus groben, aussen aus immer feineren Schichten und hat eine gelbliche Färbung. Die äussersten sehr feinen Schichten des Querschnittes M sind sehr wahrscheinlich nicht mehr gewickelt, sondern bestehen aus konzentrischen Ringen

und bilden zusammen die sog. « Aussenhülle ». Sie ist wie ein Handschuhfinger über die Nidamentgallerte gestülpt.

Wie E. Remotti (1929, p. 27) dies beim Hühnereiweiss feststellte, haben wir auch bei der Nidamentgallerte von *Loligo* zwei Zonen zu unterscheiden, eine helle und eine dunkle, die stets abwechseln. Ob es sich auch hier um ein Alternieren von

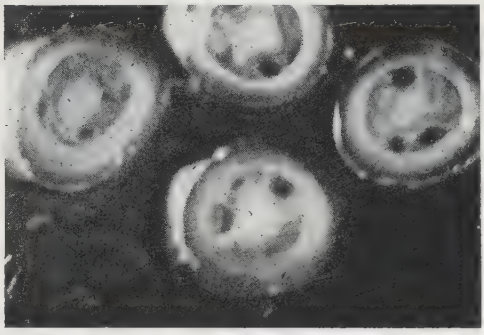

Fig. 2.
Querschnitte durch die Laichgallerte von *Loligo vulgaris* (Kontax 1,5 × 1).

wasserreicheren mit wasserärmeren Zonen handelt, sei dahingestellt.

Es wurde beobachtet, dass der Richtungssinn der Wicklung der Nidamentgallerte mehrmals wechseln kann.

Die Oviduktgallerte, die die Eimasse enthält, ist leicht gekörnt (granuliert). Ausnahmslos liegen die Eier an der Peripherie dieser Masse und dicht an die äussere Wicklung der Nidamentgallerte gedrängt. Maximal wurden 4 Eier auf einem Querschnitte getroffen.

Beim Einlegen in destilliertes Wasser quillt sowohl die Ovidukt- wie auch die Nidamentgallerte rasch an. Dabei wurde ein Unterschied in der Quellungsgeschwindigkeit der beiden

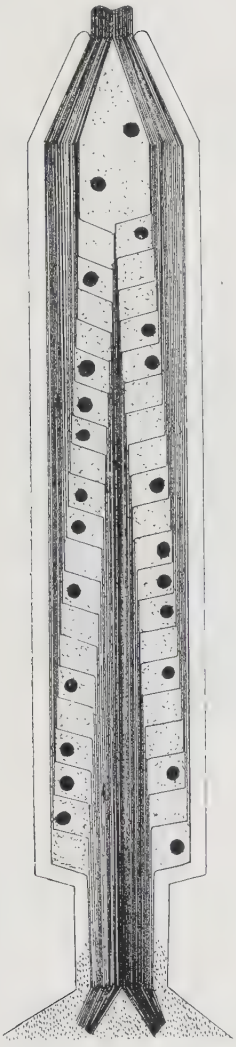

Fig. 3.
Längsschnitt durch die Laichgallerte von *Loligo vulgaris*. (Schema.)

Gallerten festgestellt, indem sich die Nidamentgallerte innerhalb 30 Minuten um 13,6%, die Oviduktgallerte um 16,7% der ursprünglichen Länge vergrössert. Die Quellung der Oviduktgallerte ist im destillierten Wasser also stärker als die der Nidamentgallerte.

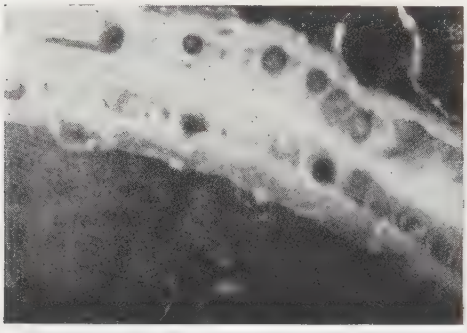

Fig. 4.
Längsschnitt durch die Laichgallerte von *Loligo vulgaris* (Kontax 1,5×1).

Auf Längsschnitten (Fig. 3, Fig. 4) werden die gleichen Schichten wieder sichtbar. Der innere Teil der Nidamentgallerte ist ein « zentraler Strang », der die Laichgallerte bis nahe zum Vorderpol durchzieht. Durch den Zusammenhang von innerem und äusserem Teile der Nidamentgallerte kommt jedes Ei sozusagen in eine Kammer zu liegen, die mit Oviduktgallerte angefüllt ist. In einer Laichpatrone mit 52 Eiern und einer Länge von 83 mm fanden sich auf einem zentralen Schnitt jederseits 21 solcher « Kammern ». Die Schichten der Nidamentgallerte verlaufen von innen nach aussen und gehen am Vorderpol nicht ineinander über, sondern legen sich dicht aneinander (Fig. 3). Am unteren Ende gehen diese Schichten schwach gabelförmig auseinander, um sich in der strukturlosen F i x a t i o n s g a l l e r t e zu verlaufen. Die Aussenhülle besteht jederseits aus ca. 17 feinen Schichten, die am Stiele in der Fixationsgallerte verlaufen.

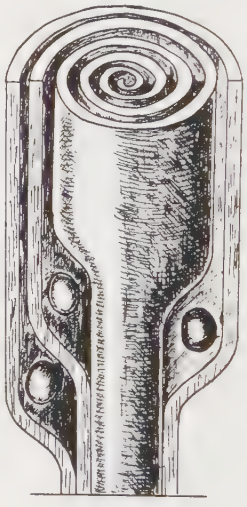

Fig. 5.
Räumliches Bild der Laichgallerte von *Loligo vulgaris* (die Aussenhülle wurde vernachlässigt).

Aus zahlreichen Schnitten durch das Eipaket von *Loligo* wurde ein r ä u m l i c h e s B i l d der Laichgallerte rekonstruiert

(Fig. 5). Dabei wurde auf eine Darstellung der möglicherweise auftretenden Wicklungsumkehr verzichtet. Daraus geht hervor, dass die Eimasse (Eier + Oviduktgallerte) von der Nidamentgallerte eingewickelt wird, wie vergleichsweise ein Strang, der diagonal auf einer rechteckigen Fläche liegt, von dieser beim Zusammenrollen eingehüllt wird.

Im Laufe der Entwicklung wird durch die Volumvergrösserung der Eier der Raum der Oviduktgallerte immer enger. Die einzelnen Wicklungen der Nidamentgallerte sind durch Zerrungen in den älteren Stadien in 4-5 Schichten aufgelöst und äusserst nahe aneinander gepresst. Die Aussenhülle ist oft über grosse Stücke abgelöst, stark verunreinigt und zerfetzt.

Verbindungsstränge mehrerer Gallerten existieren nicht; nur die Fixationsgallerte vereinigt das Gelege eines Weibchens.

Der erste, der den Bau der Laichablage von *Loligo* studiert hat, war A. Kölliker (1844, p. 15). Er fasste die Nidamentgallerte als Chorion auf (das eigentliche Chorion als Dotterhaut) und beobachtete das Zusammenlegen der Eier in 3 oder 4 Reihen von Strängen, die Stiele nach innen, die runden Enden nach aussen gerichtet. Er schreibt:

« So bilden diese Stiele zusammen einen Achsenzylinder, der an der Spitze dünn, an der Basis, wo die Stiele vieler, vielleicht aller Eier an der Bildung teilnehmen, von bedeutender Dicke ist. »

Die als Oviduktgallerte bezeichnete Masse hat A. Kölliker nicht beschrieben, dafür die äussere Hülle, die er als geschichtet erkannte.

Wir sehen, dass die Beobachtungen von Kölliker äusserst genau sind; durch die Verwechslung von eigentlichem Chorion mit der Nidamentgallerte wurde diese begreiflicherweise als nicht zusammenhängend gedeutet.

M. Ussov (1881, p. 576) nennt die Laichgallerte von *Loligo* eine mehrschichtige Eierkapsel, die aus 2 Teilen besteht, einem inneren, die Eier unmittelbar umgebenden, und einem äusseren kompakteren, aus mehreren konzentrischen Schichten gebildeten Teile. Korschelt und Heider (1893) geben einzig an, dass *Loligo* seine Eier in gallertigen Schläuchen ablegt. Grimpe (1925) sagt, dass eine Anzahl von Eiern in einer zylindrischen bis birnförmigen

Gallertmasse eingehüllt ist. Jeder Schlauch besitzt ein stielartiges Ende, und die Stiele einer Ablage sind innig untereinander verbunden.

P. Wintrebert (1928) schreibt etwas unklar:

« La coque des *Loligo* et *Alloteuthis* est un cordon digitiforme complexe, composé d'une masse de substance molle, collante, mucilagineuse, élastique, limitée à l'extérieur par une mince pellicule parcheminée, parcourue à l'intérieur de tractus fibreux diversement groupés suivant les espèces qui entourent et maintiennent les œufs, masse qui est toute entière comparable à la couche moyenne de la coque des *Sepioidea;* chaque œuf, placé au sein de cette masse, n'a comme membrane propre qu'une enveloppe correspondant à la membrane interne des *Sepiides.* »

Die Unterscheidung von Ovidukt- und Nidamentgallerte ist hier unklar; ebenso fehlt die Beobachtung der Wicklung der Nidamentgallerte.

Wir sehen aus den gesammelten Angaben über den Bau der Eipatrone von *Loligo*, dass es gerechtfertigt ist, darauf nochmals einzugehen. Es ist hier die Stelle, darauf hinzuweisen, dass unter normalen Laichgallerten hie und da unvollkommen ausgebildete Laichstränge gefunden werden, die uns klar zeigen, dass die unterschiedenen Gallertteile: Oviduktgallerte, Nidamentgallerte und Aussenhülle wirklich bestehen und von verschiedenen Drüsen ausgebildet werden müssen.

So wurden beispielsweise Eischläuche gefunden, die nur aus der geschichteten Nidamentgallerte bestanden. Rein äusserlich betrachtet, zeigte die ganze Gallerte parallel verlaufende Längsstreifen; im Querschnitte war nur ein aufgerolltes Band sichtbar. In der Mitte war die Gallerte hohl, da die Oviduktgallerte fehlte, die bei der Wicklung die inneren Schichten der Nidamentgallerte zusammenpresst und so den zentralen Teil entstehen lässt. Ferner wurde im Aquarium von Neapel eine Laichpatrone abgelegt, der die Aussenhülle fehlte. An einer anderen Eischnur fehlten neben der Aussenhülle auch die Eier; die Wicklung zeigte sich normal, und die Oviduktgallerte war vorhanden. Auch wurden Patronen aufgefunden, bei denen alle Hüllen vorhanden waren, die Eier aber fehlten.

b) *Bildung und Ablage der Laichschnüre bei Loligo.*

Währenddem sich viele Forscher mit der Eibildung bei den Cephalopoden befassten (die beste Uebersicht finden wir in den Arbeiten von W. Bergmann 1903 und A. Schweikart 1905), finden wir nur wenige Angaben über die weitere Ausbildung der Laichgallerten. Aus Döring's Arbeit (1908) können wir entnehmen, dass die *Loligo*-Eier den Eileiter und die Eileiterdrüse in einer Reihe passieren. Es ist mit Bestimmtheit anzunehmen, dass die lamellös gebaute Eileiterdrüse die Gallerte produziert, in der die Eier eingebettet liegen. Wir bezeichnen sie deshalb als «Oviduktgallerte».

Ausser der Eileiterdrüse finden wir beim Weibchen von *Loligo* einen akzessorischen Drüsenapparat, bestehend aus je einem Paare Nidamental- und akzessorischer Nidamentaldrüsen. Sie zeichnen sich durch ihren blättrigen Bau aus, und ihre Histologie deckt sich völlig mit der der Eileiterdrüse (Döring). Zweifellos produzieren die bei einem reifen Weibchen prall gefüllten Nidamentaldrüsen (ev. zusammen mit den rot gefärbten akzessorischen Nidamentaldrüsen) die Nidamentalgallerte.

Wie kommt nun aber die Wicklung der Nidamentsekrete zustande ?

Um diese Frage entscheiden zu können, ist es nötig, die Laichablage genau zu verfolgen. Da ich leider keine Gelegenheit hatte, diese selbst zu beobachten, bin ich auf die wenigen darüber existierenden Literaturangaben angewiesen.

Vialleton (1885) hat wohl als erster und einziger die Eiablage von *Loligo vulgaris* beschrieben. Er schreibt:

« Plusieurs fois, j'ai vu des femelles de *Loligo vulgaris* ayant lancé leurs œufs par l'entonnoir, les retenir entre leurs deux bras ventraux au-devant de leur bouche. Il est probable qu'à ce moment elles peuvent les arroser volontairement du sperme contenu dans leur poche copulatrice. De cette manière, la fécondation a lieu au moment où l'œuf mûr va être muni de ses enveloppes protectrices. »

Korschelt und Heider (1893) nehmen diese Beobachtungen in ihr Lehrbuch auf, bemerken aber dazu, dass die äussere Gallerthülle nach dem Ausstossen der Eier aus dem Trichter entweder noch weich und für die Spermatozoiden durchdringbar (?) ist, oder erst nach dem Eindringen der Spermatozoiden gebildet wird, indem sich das

flüssige Drüsensekret aus dem Trichter über die Eier ergiesst. Dazu seien noch knapp die Beobachtungen von G. A. Drew über die Eiablage von *Loligo pealii* (1911) beigezogen. Er sagt, dass die Laichpatrone dieser Form aus 2 Gallerten bestehe: einer inneren, von der Eileiterdrüse gebildeten und einer äusseren, die durch die Nidamentaldrüsen und ev. akzessorischen Nidamentaldrüsen [1] ausgeschieden werde. Drew beobachtete, dass beim Passieren durch den Trichter der Eistrang von den Gallerten umhüllt wird, um dann zwischen dem Armkranz vor dem Mund während mehreren Minuten gehalten und wahrscheinlich leicht gedreht zu werden. Beim Ablegen der Gallerte wird diese fest gegen einen Gegenstand hingepresst. Die Befruchtung findet einesteils im Mantel, andernteils während des Haltens zwischen den Armen statt.

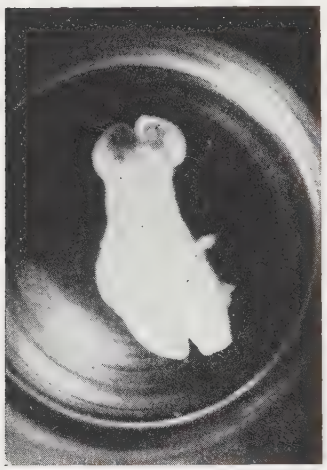

Fig. 6.

Nidamental- und akzessorische Nidamentaldrüsen eines reifen Weibchens von *Loligo vulgaris*. Die akzessorischen Nidamentaldrüsen sind dunkler gefärbt u. liegen über den Nidamentaldrüsen. (Kontax 3×1.)

Aus diesen Beobachtungen geht wohl hervor, dass der Eistrang nicht vor dem Passieren durch den Trichter von der Nidamentgallerte eingewickelt wird. Um aber den Wicklungsprozess abklären zu können, sind, wie wir aus diesen Angaben ersehen, noch weitere genaue Beobachtungen nötig; d e n n d i e S t r u k t u r d e r G a l l e r t e i s t n u r d u r c h e i n e n W i c k l u n g s p r o z e s s e r k l ä r b a r, der am vorderen Ende der Laichpatrone beginnen muss. Drew nimmt an, dass beim Halten zwischen dem Armkranz die Spermatozoiden die noch weiche Nidamentgallerte durchdringen. Dies scheint mir n i c h t wahrscheinlich zu sein. Nach dem Bau der fertigen Laichgallerte ist es aber sehr wohl möglich, dass das Vorderende erst knapp vor dem

[1] Die Aufgabe der akzessorischen Nidamentaldrüsen ist noch nicht abgeklärt. Bei einem frisch sezierten Weibchen waren diese Drüsen hochrot gefärbt und prall gefüllt (Fig. 6). Sie sind aber im Vergleich zur Nidamentaldrüse von geringer Grösse.

Anheften durch Aneinanderdrücken der Gallertflächen geschlossen wird. Vorher könnten die Spermatozoiden zwischen den offenen Nidamentschichten leicht durch die äusserst feine Masse der Oviduktgallerte vordringen. Dafür spricht auch die sehr s p ä t e Bildung der Richtungskörper bei *Loligo*-Eiern, die erst mehrere Stunden nach der Eiablage erfolgt. Ich selbst habe 1932 Gelegenheit gehabt, in Banyuls-sur-mer diesen Vorgang zu beobachten.

Durch welche Drüsen werden nun aber die Aussenhülle und die Fixationsgallerte, die das Laichbündel eines Weibchens zusammenhält, gebildet ?

Weder von Drew noch von Vialleton wird ein nachträgliches Austreten von Drüsensekret aus dem Trichter berichtet. Ich vermute, dass es sich bei der Aussenhülle um eine Sekretion der S p e i c h e l d r ü s e n handelt; denn diese sind bei einem reifen Weibchen stark angeschwollen. Während des Haltens und Drehens der Laichpatrone zwischen den Armen ist eine schichtweise Erhärtung der Speicheldrüsensekrete sehr wohl möglich, und nach dem Anheften können die verschiedenen Laichpatronen mit Nidamentaldrüsensekret zusammengefasst werden. Diese Ansicht muss aber durch eine genaue Beobachtung des Laichprozesses geprüft werden.

B. Bau der Laichgallerte von *Alloteuthis subulata*.

Laichklumpen von *Alloteuthis* erhielt ich von Plymouth und der Helgoländer Biologischen Station in Formol konserviert.

Die Länge einer Laichpatrone beträgt ca. 30 mm; davon entfallen ca. 10 mm auf den Stiel. Die Anzahl der Eier ist hier viel geringer als bei *Loligo:* so zählte ich minimal 9, maximal 30 Eier pro Eipatrone (vergl. Grimpe 1925). Was neben der Kleinheit und den langen Stielen die Laiche von *Alloteuthis* besonders leicht von *Loligo*-Ablagen unterscheiden lässt, ist die äusserst starke Durchsichtigkeit auch der in Formol konservierten Gelege. Es gelingt hier, ohne Schnitte anzufertigen, die Schichten genau zu verfolgen.

Der Bau der *Alloteuthis*-Gallerte s t i m m t f a s t v ö l l i g m i t d e r v o n *Loligo* ü b e r e i n, ein Beweis der nahen Verwandtschaft beider Formen. Auch hier sind die Eier, die wesentlich dichter als bei *Loligo* zusammenliegen, in die gekörnte Ovidukt-

gallerte eingewickelt. Ebenso tritt die gewickelte Nidamentgallerte wieder auf, die aus äusserst feinen Schichten besteht. Aussen ist eine dünne, feingeschichtete Hülle sichtbar, die besonders im Stiele stark entwickelt ist. Die Fixationsgallerte konnte bei den mir zur Verfügung stehenden Laichen nicht nachgewiesen werden; wahrscheinlich ist sie nur in geringem Masse oder überhaupt nicht vorhanden.

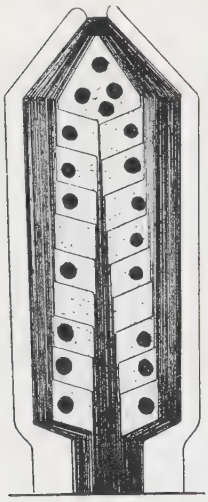

Fig. 7.
Längsschnitt durch die Laichgallerte von *Alloteuthis subulata*. (Schema.)

Ein Unterschied im Bau besteht im Zusammenfassen der Nidamentschichten am vorderen Pole. Bei *Loligo* sahen wir ein Aneinanderlegen der Schichten im vorderen Teil; bei *Alloteuthis* werden sie zu einem Knoten zusammengefasst, und die Aussenhülle stülpt sich trichterförmig gegen den Knoten hin ein (Fig. 7, Fig. 8). Diese Einbuchtung wird bei älteren Stadien durch die Eivergrösserung und die dadurch entstehenden Zerrungen fast völlig verwischt. Der maximale Durchmesser einer jungen Gallerte beträgt ca. 6 mm, der einer alten ca. 9 mm. Durch die Volumvergrösserung der Eier werden die Nidamentschichten im Laufe der Entwicklung immer stärker zusammengepresst, sodass die kürzeste Entfernung Ei–Aussenmedium im Stadium 16–17 nur 0,5 mm beträgt, währenddem sie ursprünglich 1,2 mm gross ist. Ein weiterer Unterschied im Bau dieser Laiche

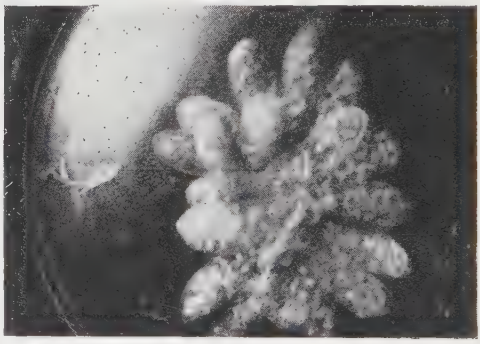

Fig. 8.
Laichablage von *Alloteuthis subulata* (Stad. 20). (Kontax 3×1.)

besteht darin, dass bei *Loligo* alle Schichten der Nidamentgallerte von innen nach aussen verlaufen, bei *Alloteuthis* dagegen stets eine grosse Anzahl (ca. 22) immer zusammenbleiben, sodass nur wenige eigentliche Wicklungen (ca. 9) auftreten (Fig. 7).

C. Bau der Totaleier von *Sepia officinalis* und *Sepiola robusta*.

Während *Loligo* eine grössere Anzahl von Eiern in Laichpatronen vereinigt, wird bei *Sepia* und *Sepiola* jedes Ei einzeln umhüllt. Das von mir untersuchte Material sammelte ich im Frühjahr und Sommer 1933 in Banyuls-sur-mer und Neapel.

Das Chorion (Fig. 9: *Ch*) wird von feinen, geschichteten Hüllen umgeben, die hier als Oviduktgallerte *O* zu bezeichnen sind. Die äussersten dieser Hüllen verlängern sich gegen den Stiel hin. Ausserhalb der Oviduktgallerte folgt die Nidamentgallerte *N*, die schon vor der Umhüllung des Eies schwach eingerollt worden ist. Diese frühen Wicklungen sind in Fig. 10 *A* deutlich zu erkennen. Die Nidamentgallerte umfasst in grossen Wicklungen das Ei *E* und wird nach aussen durch die unregelmässig gerandete, bekannte, dunkelbraune, «sepiafarbige» Hülle *M* abgeschlossen.

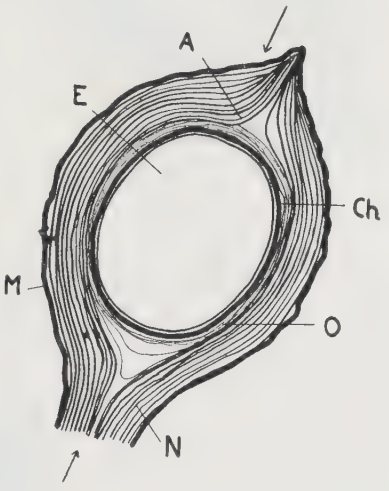

Fig. 9.
Schema eines Längsschnittes durch das Totalei von *Sepia officinalis*.
E = Ei; Ch = Chorion; O = Oviduktgallerte; A = innerste Wicklungen der Nidamentgallerte; N = Nidamentgallerte; M = Aussenhülle. Der Pfeil zeigt die Richtung des Schnittes, der in Fig. 10 gezeichnet wurde.

Ein Längsschnitt (Fig. 9) in der Ebene der ersten Wicklungen *A* der Nidamentgallerte zeigt uns die beschriebenen Gallertschichten. Die Richtung der Schnitte von Fig. 10 und Fig. 11 ist in Fig. 9 eingezeichnet (Pfeil). Die Schichtungen setzen sich in den Stiel hinaus fort

und gabeln sich ganz hinten, um so den Befestigungsgegenstand zu umklammern.

Auf Querschnitten sehen wir (Fig. 12, Fig. 13), dass die Nidamentgallerte gewickelt ist (Anzahl der Wicklungen ca. 13). Doch sind eigentliche Wicklungen nur im innersten Teile feststellbar; aussen ist eine Entscheidung auf den Querschnitten nicht mit Sicherheit zu treffen. Der Wicklungsbeginn ist auf Querschnitten, die das Ei treffen, ausserhalb der Oviduktgallerte deutlich zu sehen (Fig. 12, Fig. 13). Die Schichtungen der Nidamentgallerte werden (doch gilt dies nur bei *Sepia*) nach aussen hin dunkler und dicker, und es treten daran Fortsätze und Höcker auf, die stark ineinander greifen und so im inneren Teile ein Maschenwerk bilden können. Eine Fixationsmasse fehlt.

Fig. 10.
Längsschnitt durch das Totalei von *Sepia officinalis*. (Schema).
A = innerste Wicklungen der Nidamentgallerte; N = Nidamentgallerte (vergl. Fig. 9.)

Cuvier (1832) hat die Schichten der Nidamentgallerte und ihre Wicklung bei *Sepia* genau beobachtet u. gezeichnet. Er schreibt:

« En coupant transversalement l'œuf à la base de son mammelon terminal, on voit des lignes circulaires infiniment plus nombreuses et il semble même en quelques endroits qu'elles forment ensemble une seule spirale, en sorte que la coque de l'œuf serait

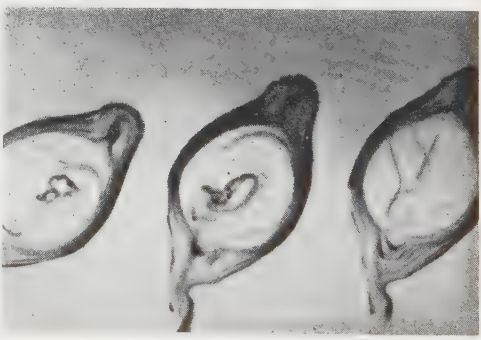

Fig. 11.
Längsschnitte durch das Totalei von *Sepia officinalis*. Die Eier sind auf allen Schnitten herausgefallen. (Kontax 1,5×1.)

formée de l'enroulement d'une même substance tirée et contournée plusieurs fois autour d'elle-même. »

Auch Wintrebert (1928) beschreibt die unterschiedenen Gallertschichten, vernachlässigt aber die Wicklung der Nidamentgallerte. Ueber die Bildungsweise der Eier finden sich in der Literatur nur sehr wenig Angaben. Döring (1908) hat festgestellt, dass die Teile des weiblichen Geschlechtsapparates bei *Sepia* genau die gleichen sind wie bei *Loligo*.

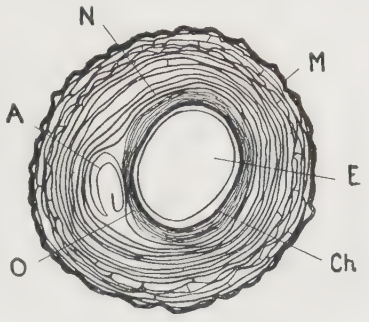

Fig. 12.
Querschnitt durch das Totalei von *Sepia officinalis*. (Schema.) (Bezeichnungen wie Fig. 9.)

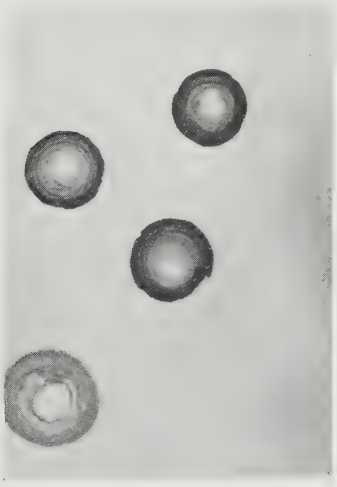

Fig. 13.
Querschnitte durch das Totalei von *Sepia officinalis*. (Kontax 1,5×1.)

Die Eileiterdrüse ist bedeutend kleiner als bei *Loligo*, und wir müssen annehmen, dass sie die innern feinen Schichten um das Ei ablegt. Ihre Leistung scheint beträchtlich von der bei *Loligo* abzuweichen, da sie an Stelle einer gekörnten eine geschichtete Oviduktgallerte produziert.

Die Nidamentdrüse wickelt dann das Ei in die wenigen, dafür aber bedeutend gröberen Schichten als bei *Loligo* ein. Wo geschieht nun diese Wicklung ?

Grimpe (1926) schreibt:

« Das Ei von *Sepia* gelangt durch den Trichter zunächst in die Bursa copulatrix, wo die Befruchtung stattfindet. Kurz darnach ergiessen Nidamentaldrüsen und Tintenbeutel ebenfalls durch den Trichter ihr Sekret über das Ei. »

Von einer Wicklung wurde nichts beobachtet, ebenso nichts von

einer etwelchen Speicheldrüsenabsonderung. Es ist nötig, diese Frage hier ebenfalls durch weitere genaue Beobachtungen abzuklären; denn auch JOUBIN (1888) schreibt n i c h t s über eine gesehene Wicklung, die sich sehr wohl vollziehen könnte, während das Ei zwischen den Armen gehalten wird.

II. TEIL.

Technische Vorbemerkungen.

Das Frisch-, Trocken- und Aschengewicht der analysierten Teile wurde meist an frischem Material, in einigen Fällen (spez. bei *Sepiola*) an in Formol (4%) vorfixiertem, bestimmt. Dass sich bei einer Fixierung in schwacher Formollösung Wasser- und Salzgehalt nicht ändern, haben Kronfeld und Scheminsky (1926) und Scheminsky (1930) gezeigt. Eine vorherige Härtung in Formollösung hat den grossen Vorteil, dass sich das anhaftende Wasser von den Eiern und Embryonen viel besser entfernen lässt als in frischem Zustand. Auch ist eine reine Präparation der Eihülle nur bei vorgehärteten Eiern möglich. Meine Wägungen des fixierten Materials zeigten deshalb im Vergleich zum frischen meist geringe Abweichungen nach unten.

Das Trockengewicht wurde nach 2–5-tägigem Belassen im Trockenschrank bei 80–100° C. bestimmt. Kronfeld und Scheminsky (1926) geben an, dass ein 24-stündiges Verweilen von Forelleneiern im Trockenschrank bei 80° C zur Gewichtskonstanz genügt und einer 7-wöchigen Trocknung im Exsikator mit Schwefelsäure in Zimmertemperatur gleichwertig ist. Dass allerdings letzte Reste von Wasser bei so getrocknetem Material zurückbleiben, die erst bei einer Temperatur von über 100° C entweichen, ist wohl selbstverständlich; doch wurde durch ein schwächeres Erhitzen ein Entweichen organischer Substanzen vermieden.

Die wenigen bestimmten Aschengewichte erhielt ich, indem der Porzellantiegel, der das Material enthielt, auf einem Eisenrost mit dem Bunsenbrenner 4–5 Stunden sorgfältig erhitzt wurde. Meine Aschengewichte sind ev. gegenüber denen von Ranzi (1930) bei *Sepia* gewonnenen wegen der geringeren Hitzewirkung etwas zu gross; doch vermied ich so das Entweichen anorganischer Substanzen, spez. chlorhaltiger Metalle.

Da alle Trocken- und Aschengewichtsbestimmungen nach dieser Methode durchgeführt wurden, sind meine Resultate gut untereinander vergleichbar, wenn sie auch nicht mit absoluter Genauigkeit die tatsächlichen Werte darstellen sollten[1]. Das Wassergewicht wurde als Differenz von Frisch- und Trockengewicht, das Gewicht der organischen Substanz als Differenz von Trocken- und Aschengewicht berechnet.

Ueber die Technik der Volumbestimmung wird später berichtet.

A. Wachstum der Laichgallerte, sowie der Eier und Embryonen von *Loligo vulgaris* Lam.

a) *Entwicklungsdauer, Naef'sche Stadien.*

In der fundamentalen Arbeit von A. Naef (1923, 1928) wird angegeben, dass die Entwicklung von *Loligo* in Neapel bei einer Temperatur von 22° C ca. 4 Wochen dauert. Die Entwicklungszeit schwankt aber bei verschiedener Temperatur stark. Ich stellte folgendes fest (Tab. I):

Tabelle I: *Entwicklungsdauer von Loligo.*

Mittlere Wassertemperatur	Entwicklungsdauer in Tagen
14.3° C	32
22.5°	20
23.5°	18

Möglicherweise gilt auch hier die Blunk-Bodenheimer'sche Formel: $v\,(T - c) = \text{Constante}$. Dabei bedeuten T die Temperatur, v die Entwicklungszeit; c — die Asymptote an die Hyperbel — ist die untere Grenze der Entwicklungstemperatur. Bei *Loligo* wäre nach Tabelle I die Constante (Thermalkonstante) ca. 426 und $c = 1°$ C.

Eben ausgeschlüpfte und schlüpfbereite Embryonen wurden auf ihre Lebensfähigkeit in verschiedenen Temperaturen geprüft. Es zeigte sich, dass die Embryonen gegen tiefe Tempera-

[1] Bei allen durchgeführten Analysen wurden stets minimal 10 Eier (resp. Embryonen) zu einer Bestimmung verwendet. In der Tabelle ist jeweils der Mittelwert pro Ei (resp. Embryo) angegeben.

turen äusserst widerstandsfähig sind. Die Grenze der Lebensfähigkeit liegt zwischen 4,5 und 6° C. Gegen hohe Temperaturen sind sie dagegen sehr empfindlich und sterben in Wasser von 34° C ab. Wie rasch der Tod in hohen Temperaturen eintritt, zeigen folgende Zahlen (Tab. II):

Tabelle II: *Eintritt des Todes von ausgeschlüpften Loligo-Embryonen in hohen Temperaturen.*

Temperatur in C.	Eintritt des Todes in Min.
37°	5
39°	3
41°	1.5
43°	0.5
45°	1/12

Die Laichgallerten von *Loligo* brauchen also zur Entwicklung sicher eine Minimaltemperatur von über 4,5° C, und diese darf 34° C nicht überschreiten, da sonst die schlüpfbereiten Embryonen absterben müssten.

Bei den graphischen Darstellungen und den nachfolgenden Tabellen wird n i c h t d i e Z e i t i n T a g e n, sondern das E n t w i c k l u n g s s t a d i u m nach Naef angegeben. Dies hat den Vorteil, dass dabei die Temperatur mit der Zeit vereinigt ist. Nur so sind die bei v e r s c h i e d e n e n Temperaturen untersuchten Laiche miteinander vergleichbar. Von einem Naef' schen Stadium zum nächstfolgenden beträgt die Entwicklungszeit bei einer Durchschnittstemperatur von 23° C ziemlich genau 1 Tag. Eine Ausnahme davon stellt Stadium 8 dar, das deshalb bei graphischen Darstellungen nur als h a l b e Einheit genommen wurde. Darnach wird Stadium 18 (Naef) nach 16 Tagen (Temperatur 23° C) erreicht. Da die weiteren Stadien bis zum Ausschlüpfen für diese Untersuchung ebenfalls wichtig waren, wurde der 17. Entwicklungstag mit Stadium 19 u.s.f. weiter gezählt. Das Ausschlüpfen erfolgt auf Stadium 22–23 (20.–21. Entwicklungstag bei T = 23° C).

b) *Gewichtsänderungen der Laichgallerte im Laufe der Embryonalentwicklung.*

Das Gewicht der Laichgallerten verschiedener Ablagen ist ausserordentlich variabel. Geringer, aber doch noch beträchtlich,

sind die Abweichungen bei Laichpatronen der gleichen Ablage [1]. Um die Gewichtszunahme einer Laichgallerte zu verfolgen, ist es deshalb nötig, stets dieselbe Gallerte zu wägen.

Tabelle III stellt das Frischgewicht, die Länge und maximale Dicke einer solchen Laichgallerte mit ca. 80 Eiern dar. Vor der Gewichtsbestimmung wurde das anhaftende Wasser durch sorgfältiges Rollen auf Fliesspapier möglichst weitgehend entfernt.

Tabelle III: *Gewicht einer Laichpatrone im Laufe der Entwicklung.*

Stadium (Naef)	Frischgewicht in g	Länge in cm	Maximale Dicke in cm
1	3.29	8.5	0.8
9	3.32	9.5	0.8
11	3.47	10.0	0.8
12	3.70	10.0	0.9
13	4.78	10.5	0.9
14	5.61	11.0	1.0
16	6.17	11.2	1.0
17	6.86	11.4	1.3
18	7.50	11.7	1.3
19	8.04	12.6	1.3
21	8.85	-	—

Wie im III. Teil (p. 639) ausgeführt wird, ist die Gewichtszunahme der Gallerte (und damit auch der Eier) in direkter Abhängigkeit von ihrer Exposition zur Strömung des Wassers. Die untersuchte Gallerte wurde im Aquarium stets so nahe der Wasseroberfläche gehalten, dass sie nur von einem geringen Teil des einfliessenden Wassers getroffen wurde. Wie wir sehen werden, ist dies die optimale Strömung. Dabei entwickelten sich und schlüpften die Embryonen völlig normal.

Wie wir aus Tabelle III ersehen, nehmen Länge, Breite und Frischgewicht konstant zu, das Gewicht von 3,29 g auf 8,85 g, i. e. auf 269% des Anfangsgewichtes. Figur 14 illustriert die Gewichtszunahme. Das Gewicht bleibt bis zu Stadium 12 fast völlig konstant, um dann bis zum Ausschlüpfen der Embryonen

[1] Von einem Weibchen werden durchschnittlich 30 Laichpatronen zusammen abgelegt.

gleichmässig stark zuzunehmen. Die Laichpatrone einer andern Ablage nahm von 5,47 g (Stad. 1) auf 12,64 g (Stad. 21) zu (man beachte die Unterschiede im absoluten Gewichte der beiden Gallerten). Prozentual beläuft sich hier die Zunahme auf 231%

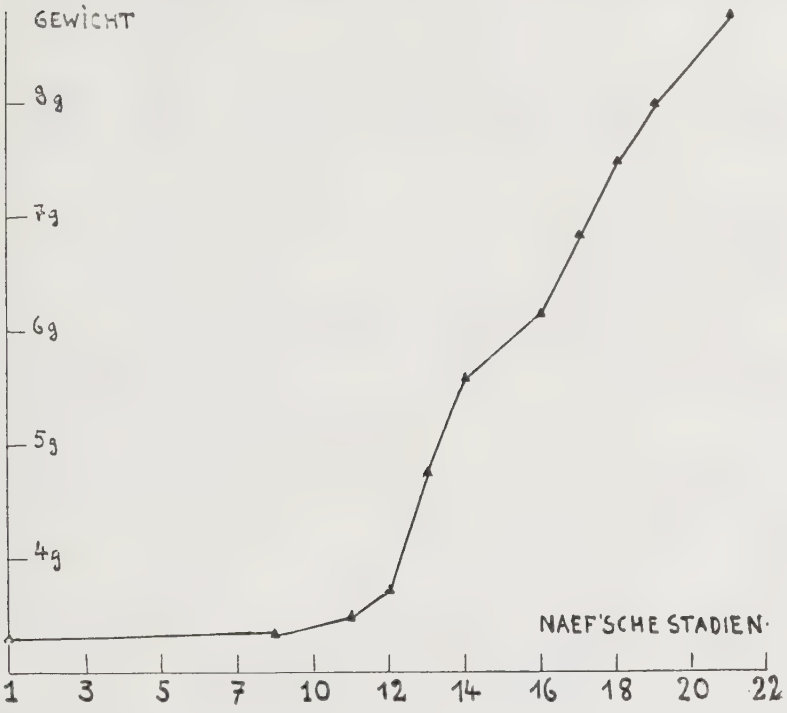

Fig. 14.
Gewicht einer Laichgallerte von *Loligo vulgaris* im Laufe der Embryonalentwicklung.

des Anfangsgewichtes. Unter den oben angegebenen Strömungsbedingungen beträgt also das Gewicht der Laichpatrone von *Loligo vulgaris* am Schlusse der Entwicklung etwa das 2,5-fache des ursprünglichen Gewichtes.

Um den Gewichtsanteil von Wasser, Trockensubstanz und Aschen der Laichpatrone zu erhalten, wurden junge und alte Gallerten verschiedener Ablagen daraufhin analysiert. In Tabelle IV sind die erhaltenen Werte zusammengestellt und in Figur 15 veranschaulicht.

Tabelle IV: *Gewicht von Wasser, Trocken- und Aschensubstanz in der Laichpatrone.*

No	Stadium	Frisch-gewicht in g	Wasser-gewicht in g	Trocken-gewicht in g	Organische Substanz in g	Aschen-gewicht in g
1	2	2,995	2,753	0,242	0,132	0,110
2	3	2,284	2,095	0,189	0,074	0,115
3	22-23	5,841	5,508	0,333	0,082	0,251

Die entsprechenden Prozentsätze finden sich in Tabelle IV*a*.

Tabelle IV *a*: *Prozentuale Verteilung von Wasser, Trocken- und Aschensubstanz in der Laichpatrone.*

No	Stadium	% Wasser	% Trocken-substanz	% Aschen	Aschenteile pro 100 Teile Trocken-substanz
1	2	91,9	8,1	3,7	45
2	3	91,7	8,3	5,0	61
3	22-23	94,3	5,7	4,3	75

Da das Frischgewicht der Laiche von Gelege zu Gelege stark schwankt, sind namentlich die Prozentualzahlen zu beachten. Diese zeigen, dass die alten Gelege wasserreicher als die kaum abgelegten sind. Auch das Aschengewicht nimmt absolut, wie in Bezug auf die Trockensubstanz zu. Vergleichen wir damit die von Ranzi (1930) für die Totaleier von *Sepia* angegebenen Zahlen, so sehen wir auch dort eine absolute Zunahme des Wasser- wie des Aschengewichtes. Das Totalei von *Sepia* besitzt dagegen relativ weniger Wasser (85–88%), doch etwa das gleiche Aschenprozentual (3–4%). Das Meerwasser von Neapel hat einen Salzgehalt von ca. 39 ‰ (Aräometermessung). Angenommen Gallerte 1 resp. 2 habe sich zu Gallerte No. 3 entwickelt, und das Gewicht habe sich durch Aufnahme von Meer-

wasser um 2,846 resp. 3,557 g vergrössert, so entspräche das einer Vermehrung der Salze von 111 resp. 139 mg [1].

Nach Tabelle IV beträgt die Zunahme 141 resp. 136 mg, kommt also dem hypothetisch gefundenen Wert sehr nahe [2]. Es liegt

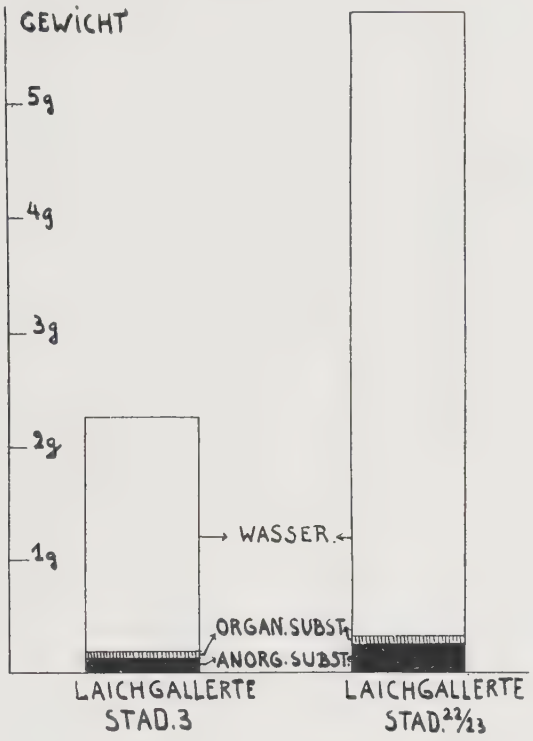

Fig. 15.

Gewicht des Wassers, sowie der anorganischen und organischen Substanz in Laichgallerten von *Loligo vulgaris*.

deshalb die Vermutung nahe, dass die Laichgallerte durch Aufnahme von Meerwasser sowohl ihr Wasser-, wie auch ihr Aschengewicht vergrössert, dass also keine spezielle Absorbierung von

[1] Die Zahlen sind etwas zu gross, da bei der Erhitzung Kristallwasser entweicht.

[2] No. 1 lässt sich mit 2 nicht vergleichen, da die ursprünglich gegebenen Stoffe (Ei-Anzahl u.s.w.) hier noch voll zur Auswirkung gelangen.

Salzen aus dem Meerwasser erfolgt. Errechnen wir aus den von Ranzi (1930, Tab. 3, p. 354) für *Sepia* gegebenen Zahlen nach dieser Methode das Aschengewicht, so ergeben sich 4 Zahlen, die kleiner, und 2, die grösser sind als die tatsächlich gefundenen.

Wir sehen daraus, dass die Uebereinstimmung auch bei *Sepia* eine gute ist, wenn wir beachten, dass die ursprünglich gegebenen Stoffe des Eies stark variieren können. Die oben ausgesprochene Hypothese wird dadurch gestützt, dass Salze und Neutralrot die Hüllen, wie auch das feste Chorion, sehr rasch durchdringen (s. Teil III).

Es stellt sich nun die Frage, ob Wasser und Salze, die ja zweifellos beim Wachstum vom Embryo aufgenommen werden, teilweise aus den Hüllen stammen, oder ob diese Substanzen auch in den Hüllen z u n e h m e n. Ranzi (1930) erhielt für *Sepia* das Hüllengewicht indirekt, indem er das Gewicht des Totaleies um das Gewicht der entsprechenden Embryonen verminderte. Er erhielt aber so nicht das eigentliche Hüllengewicht, sondern das Gewicht der H ü l l e n + E i h ü l l e + p e r i v i t e l l i n e F l ü s s i g k e i t.

Es ist nun selbstverständlich, dass bei dieser Analyse das Gewicht des Wassers in den Hüllen zunehmen m u s s, da die perivitelline Flüssigkeit sich im Laufe der Entwicklung auch bei *Sepia* stark vermehrt, somit eine entscheidende Rolle bei dieser Analyse spielt. Tabelle V zeigt die von mir erhaltenen Zahlen. Sie wurden erhalten, indem die Embryonen und damit auch die perivitelline Flüssigkeit aus der Gallerte herauspräpariert wurden, und so n u r die Gallerthüllen (mit Eihüllen) auf ihre Bestandteile hin geprüft wurden.

Tabelle V: *Gewicht der Hüllen von Loligo vulgaris*

Stadium (Naef)	Frischgewicht in mg	Wassergewicht in mg	Wassergehalt in %	Trockengewicht in mg
1	3075	2979	96,9	96
1	1711	1650	96,4	61
1	2280	2208	96,8	72
13	1639	1587	96,8	52
22-23	1737	1688	97,1	49
22-23	820	796	97,1	24
22-23	1334	1280	96,0	54
22-23	1385	1317	95,1	68

N.B. — Alle Hüllen in Formol fixiert.

Es ergibt sich eine Konstanz des Wassergehaltes der Hüllen von ca. 96,5%, was bedeutet, dass ein Wasserentzug aus den Hüllen im Entwicklungsverlaufe nicht stattfindet. Auch eine wesentliche Aenderung des Salzgehaltes der Hüllen scheint nicht einzutreten; denn ich fand auf Stadium 10: 3,3%, auf Stadium 22-23: 4,1% Aschen (in Bezug zum Frischgewicht).

c) *Gewichtsänderungen der Eier und Embryonen im Laufe der Entwicklung.*

Zur Untersuchung der Eier mussten diese möglichst sorgfältig aus dem Gallertverbande losgelöst werden. Es ist dies wegen der Klebrigkeit der Hüllen nicht leicht, und ein Zurückbleiben letzter Gallertreste am Ei ist unvermeidlich. Auch sind bei den Gewichtsbestimmungen die starken Schwankungen der Eigewichte gleicher Entwicklungsstadien zu berücksichtigen. So schwankten die Gewichte von Eiern, die sich in derselben Gallerte auf Stadium 13 befanden, zwischen 24 und 39 mg pro Ei (Mittelwert = 30,77 mg und Streuung = ± 4,67 mg), und bei einer alten Gallerte (Stad. 20) erhielt ich noch stärkere Abweichungen (93 bis

Tabelle VI: *Eigewichte von Loligo vulgaris (Durchschnittsgewicht pro Ei).*

Stadium	Eigewicht (Gelege 1)	Stadium	Eigewicht (Gelege 2)
1	4,25 mg	3	6,0 mg
2	4,5 »	6	8,1 »
4	4,7 »	8	10,7 »
6	4,8 »	11	30,8 »
7	7,4 »	13	42,1 »
9	12,5 »	14-15	55,2 »
13	37,9 »	15	56,2 »
14	48,6 »	18	88,6 »
15-16	69,0 »	19	89,5 »
17-18	78,8 »	20	113,1 »
18-19	89,3 »	21	129,7 »
19-20	94,3 »		
20-21	122,3 »		
21-22	143,2 »		

170 mg pro Ei) (Mittelwert = 138,44 mg, Streuung = ± 24,24 mg).

Auch können sich Eier der gleichen Ablage um mehrere Entwicklungsstadien unterscheiden. Es ist daher, um einigermassen zuverlässige Resultate zu erhalten, notwendig, minimal 10 Eier zu untersuchen, was in den durchgeführten Gewichtsbestimmungen auch stets geschah.

Tabelle VI stellt die Eigewichte zweier verschiedener Ablagen dar. Die Gewichte jeder Kolonne sind, da jeweils von der gleichen Eiablage stammend, gut untereinander vergleichbar [1].

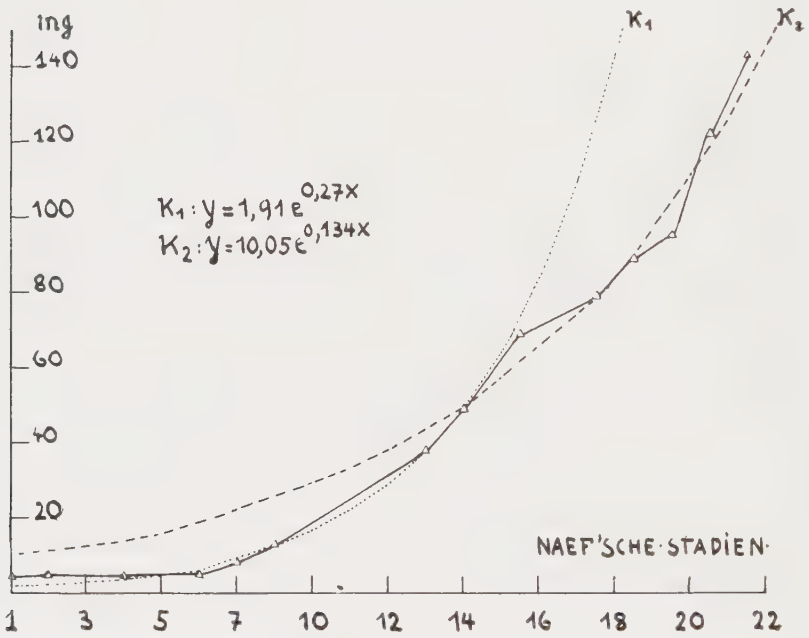

Fig. 16.
Eigewicht von *Loligo vulgaris* im Laufe der Embryonalentwicklung. K_1 und K_2 sind Näherungskurven.

Die Eier von Gelege 1 nehmen von 4,25 bis 143,2 mg zu, i. e. das Endgewicht eines Eies beträgt das 33,6-fache des ursprünglichen Gewichtes. Bei Gelege 2 vermehren die Eier von Stad. 3 bis Stad. 21

[1] Zu jeder Bestimung wurden neue Eier des gleichen Eiklumpens herauspräpariert.

ihr Gewicht um das 20,6-fache. Beide Gelege wurden in einer optimalen Wasserströmung (s. Teil III) gehalten.

Betrachten wir Figur 16, die die Eigewichte von Gelege 1 graphisch darstellt, so ist ein allmähliches Steilerwerden der Verbindungsstrecken zweier aufeinander folgender Punkte charakteristisch. Schon von Stad. 6 an ist in beiden Gelegen eine Gewichtszunahme unverkennbar.

Es wurde versucht, die empirisch gefundene Kurve der Eier von Gelege 1 durch eine möglichst einfache Exponentialfunktion vom Typus $y = ae^{bx}$ auszudrücken. Dies ist nur mit 2 solchen Funktionen K_1 und K_2, die sich bei Stad. 14 überschneiden, möglich. Dass solche Näherungskurven die innern Ursachen des Wachstums nicht erklären, wurde schon von Enriques (1909), später von Gray (1929) und Schmalhausen (1929) dargetan. Diese Kurven zeigen aber, dass die prozentuale Gewichtszunahme (von einigen Autoren mit « Wachstumsgeschwindigkeit » bezeichnet) bis Stad. 14 doppelt so gross ist als später. Dieses Verhalten wurde bei mehreren Gelegen nachgeprüft und die Zahlen sind in Tabelle VII dargestellt.

Tabelle VII: *Prozentuale Zunahme des Ei-Gewichtes von Stadium zu Stadium.*

Gelege N°	Zunahme bis Stad. 14	Zunahme von Stad. 14 an
1	ca. 30%	ca. 14%
2	» 26%	» 15%
3	» 37%	» 17%
4	» 33%	» 16%
5	» 37%	» 17%
6	» 18%	» 8%

Welche Kräfte bewirken nun diese Wachstumshemmung in späteren Stadien ?

Da der Embryo, wie in Teil III ausgeführt wird, eine entscheidende Rolle für das Wachstum des Eies spielt, sind zuerst seine Veränderungen auf diesem Stadium festzustellen. Durch Vitalfärbung mit Neutralrotlösung konnte festgestellt werden, dass auf

Stad. 14 die grossen typischen Mantelvakuolenzellen erscheinen. Da aber, wie in Teil III (p. 659) gezeigt wird, der osmotische Druck des Eies auf Stad. 14 nicht abfällt, ist mit dieser Erkenntnis die Frage n i c h t beantwortet.

Ferner könnten von Stad. 14 an die Enzyme des Hoyle'schen Organes imstande sein, die Eihülle zu verdauen (Teil IV, p. 664). Da indessen, wie gezeigt werden soll, das Chorion erst beim Schlüpfprozess des Embryos aufgelöst wird (Teil IV), vorher aber völlig unverletzt bleibt, kann diese Tatsache das Sinken des prozentualen Wachstums auch nicht erklären. Weiterhin ist zu bemerken, dass auf Stad. 14 das Chorion sehr stark gedehnt wird, wie man sich durch Anstich älterer Eier, die auf die Grösse von Eiern des Stad. 13 zusammenschrumpfen, überzeugen kann.

Von diesem Stadium an wird die Eihülle ü b e r d e h n t und bewirkt so eine mechanische Hemmung für das Wachstum des Eies. Diese Tatsache könnte möglicherweise als Erklärung des Sinkens

Tabelle VIII: *Frisch-, Trocken- und Aschengewicht von Loligo-Eiern.*

No	Stadium Naef	Frischgewicht in mg	Wassergewicht		Trockengewicht in mg	Org. Substanz in mg	Aschen in mg	Auf 100 Teile Trockengewicht	
			in mg	in %				org. Subst.	Aschen
1	Oviduktei	3,46	2,09	60,4	1,37				
2	1	3,30							
2*a*	1	2,90	1,89	65	1,01	0,91	0,10	90,1	9,9
3	2	5,9							
3*a*	2	5,1	3,5	68,6	1,60				
4*a*	4	5,2	3,4	65,4	1,80				
5	7	9,9	7,8	78,8	2,10				
7	11	10,7 [1]							
7*a*	11	10,9 [1]	9,0	82,6	1,90	1,56	0,34	82,1	17,9
12*a*	20	107,3 [2]	105,05	97,8	2,25	1,34	0,91	59,6	40,4
13	22	145							

[1] Laichpatrone in ungenügender Wasserströmung gehalten.
[2] In Formol vorfixiert.

der Wachstumsintensität gelten; sie tritt aber auch bei *Alloteuthis* und *Sepietta* in Erscheinung, obgleich dort das Hauptwachstum der Eier im 2. Teile der Embryonalentwicklung erfolgt. Eine befriedigende Erklärung des plötzlichen Wachstumsabfalles zu geben, ist mir deshalb vorderhand nicht möglich.

Um den Wassergehalt im Ei kennen zu lernen, wurden das Trockengewicht und zur Ergänzung noch einige Aschengewichte bestimmt (Tab. VIII).

Parallel zu diesen Analysen wurden Embryonen (Tab. IX) und Eihüllen (Tab. XI) in gleicher Weise untersucht. Dazu dienten die Eier mehrerer Laichablagen, doch wurden in gleichen Entwicklungsstadien nur Eier derselben Ablage gebraucht.

Die gleichen Nummern von Tabellen VIII, IX, X und XII beziehen sich auf gleiche Eier. Obgleich die Eier mehreren Ablagen entstammen, stimmen die Werte mit Ausnahme von No. 7 und 7*a* recht gut mit denen von Tabelle VI überein. Ganz enorm ist die Zunahme des Wassers von 60,4 auf 97,8 %.

Diese Wasserzunahme findet ihren Ausdruck namentlich im gewaltigen Anschwellen der perivitellinen Flüssigkeit

Tabelle IX: *Embryogewichte (Loligo)* [3].

No	Stadium	Frisch-gewicht mg	Wasser-gewicht mg	Trocken-gewicht mg	Aschen-gewicht mg	% Wasser
2	1	1,5	0,7	0,8	0,1	46,7
3	2	2,2	1,2	1,0		54,5
4	4	2,25	1,15	1,1		51,1
6	9	2,80	1,8	1,0		64,2
7	11	3,5	2,4	1,1		68,5
8 [1]	12	3,1	1,9	1,2		61,3
9 [1]	13	3,2	2,1	1,1	0,4	65,6
10 [2]	14	4,16	2,76	1,4		66,3
11	16	4,2	3,0	1,2		71,4
12	20	4,75	3,4	1,35	0,4	71,6
13	22	5,2	4,0	1,2		76,9

[1] Kleine Eier!
[2] Getrennte Analyse von Embryo ohne Dottersack und vom Dottersack.
[3] Nicht in Formol vorfixierte Embryonen.

bei fortschreitender Entwicklung. Da diese Flüssigkeit durch Eindringen von Seewasser vergrössert wird, ist auch eine Zunahme der mineralischen Substanzen erklärlich.

Die wenigen Embryo-Frischgewichte (Tab. IX) erlauben es nicht, bestimmte Gewichtszuwachs-Etappen zu charakterisieren.

Typisch ist der starke anfängliche Gewichtsanstieg (Fig. 17). Die Gewichtsvermehrung beträgt im Laufe der Entwicklung 345 % des

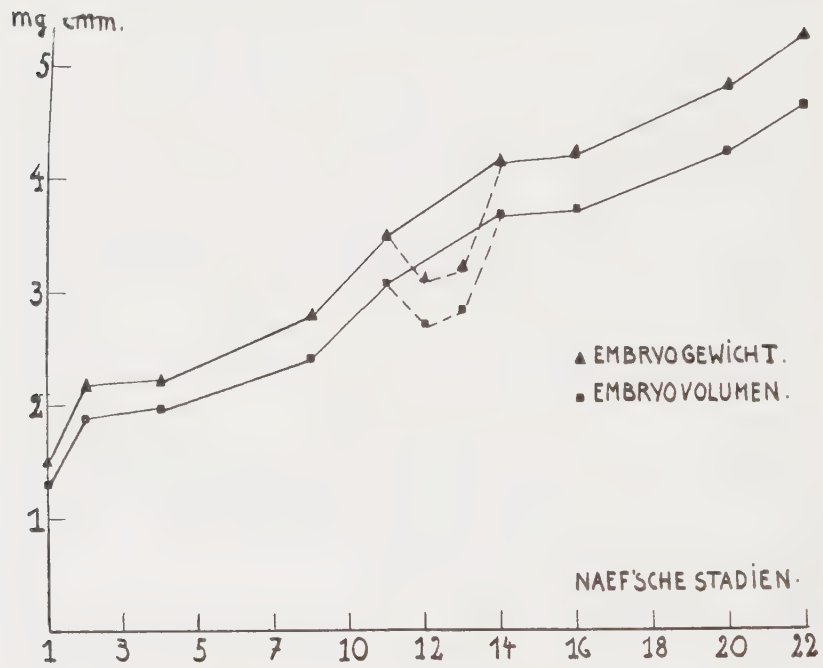

Fig. 17.
Gewicht und Volumen der Embryonen von *Loligo vulgaris* im Laufe der Embryonalentwicklung.

ursprünglichen Gewichtes. Da das Wasser sich nur sehr schwer von den n i c h t vorfixierten Embryonen abtrocknen lässt, und daher Schwankungen im Trockengewicht auftraten, wurde dieses nochmals, bei in Formol vorfixierten Embryonen, bestimmt. Es ergab sich in a l l e n S t a d i e n ein Trockengewicht von 0,8 mg pro Embryo. Ranzi (1930) konstatierte bei *Sepia* eine Abnahme der Trockensubstanz von 36,52 auf 32,20 mg pro Embryo.

Der Prozentsatz des Wassers nimmt von 46,7 auf 76,9 % zu. Ranzi (1930) fand bei *Sepia* eine Zunahme von 52,5 auf 75,8 %, und bei *Rana temporaria* fanden Fauré-Fremiet und Dragoiu (1923) ein Steigen des Wassergehaltes von 57,8 auf 68,4 %. Meine wenigen Veraschungen erlauben keine tieferen Schlüsse auf das Verhalten der mineralischen Bestandteile zu ziehen. Sicher ist aber, dass auch s i e im E m b r y o zunehmen. Ranzi (1930) fand bei *Sepia* ebenfalls eine Zunahme der mineralischen Bestandteile (neuerdings wurde dies auch bei *Scyllium canicula* (Ranzi 1932) festgestellt).

Um das Verhältnis vom Embryo ohne Dottersack und äusserem Dottersack zu kennen, wurden diese Teile bei Embryonen (Stad. 14) getrennt untersucht (Tab. X).

Tabelle X: *Wassergehalt von Embryo o. D. und äusserem Dottersack (Loligo).*

No	Embryo o. D.				Dottersack			
	Frisch-gewicht mg	Trocken-gewicht mg	Wasser		Frisch-gewicht mg	Trocken-gewicht mg	Wasser	
			mg	%			mg	%
10	1,39	0,23	1,16	83,5	2,77	1,15	1,62	58,5

Bei *Sepia officinalis* erhielt Ranzi (1930) einen Wasserprozentsatz von 80,5 im Embryo ohne Dottersack und 57,55 im Dottersack. Die Tatsache der fast vollständigen Uebereinstimmung des Wassergehaltes im Dottersack von *Loligo* und *Sepia* scheint mir sehr bemerkenswert. Auch ist es auffällig, dass Gray (1926) für *Salmo fario* ebenfalls Zahlen erhielt (Embryo ohne Dottersack 83,0–85,2% und Dottersack 58,0–59,6 % Wasser), die denen bei *Loligo* und *Sepia* bestimmten sehr nahe kommen. Bei *Loligo* ist der äussere Dottersack in Bezug auf den Embryo ohne Dottersack 2,5 mal leichter als bei *Sepia*-Embryonen, die sich auf Stadium 15 befinden.

Ranzi (1930) berechnete das Gewicht des innern Dottersackes beim schlüpfbereiten Embryo von *Sepia*, indem er glaubte annehmen zu dürfen, dass das embryonale Gewebe während der

ganzen Entwicklung einen praktisch konstanten Wassergehalt von 82,1 % besitze. Ferner nahm Ranzi offenbar den Prozentsatz des Wassers für den innern Dotter als mit dem des äussern übereinstimmend an.

Meines Erachtens ist diese Berechnung nicht einwandfrei, da, wie Ranzi (1930) selbst bemerkt, der innere Dotter sich beim Ueberführen vom äusseren in den innern Dottersack verflüssigt, der Wassergehalt also sicher geändert wird. Auch ist der Wassergehalt der Gewebe sehr wahrscheinlich Schwankungen unterworfen; wenigstens sprechen die starken Vergrösserungen der Hautvakuolen bei *Loligo*, spez. auf Stadium 14, dafür.

Was das Chorion anbetrifft, so fallen hier die Fehler, die durch ungenügendes Ablösen der Gallerte entstehen, besonders stark ins Gewicht. Eine genaue Präparation ist nur bei vorfixiertem Material möglich. Es stellt sich hier die Frage ob, wie bei *Scyllium canicula* (Ranzi 1932) oder wie beim Huhn (Tangl 1908) der Embryo Substanzen aus der Eihülle aufnimmt, oder ob wenigstens durch enzymatische Tätigkeit ein Abbau der Hüllen im Laufe der Entwicklung erfolgt.

Das Frischgewicht wurde auf allen Stadien zu durchschnittlich 1,5 mg bestimmt. Für das Trockengewicht der Hüllen (Tab. XI) erhielt ich eindeutig eine Gewichtskonstanz.

Tabelle XI: *Frisch- und Trockengewicht der Eihüllen von Loligo vulgaris.*

Stadium Naef	Anzahl der untersuchten Eihüllen	Frischgewicht pro Eihülle mg	Trockengewicht pro Eihülle mg
9	65	1,5 mg	0,26 mg
20	65	1,5 mg	0,28 mg

Der Prozentsatz von Wasser in den Hüllen beträgt 82 %. Beim Forellenei erhielt Scheminsky (1930) 75 % Eimembranwasser. Wir müssen annehmen, dass die Eihülle während der Entwicklung vom Embryo in keiner Weise abgebaut wird (s. Teil IV, p. 664 ff.).

Aus den Tabellen VIII, IX und XI ist es nun möglich, das Gewicht der perivitellinen Flüssigkeit zu berechnen (Tab. XII).

TABELLE XII: *Gewicht der perivitellinen Flüssigkeit (Loligo)*

No	Stadium NAEF	Gewicht d. periv. Flüssigkeit mg
2	1	0,3 mg
3	2	2,2 mg
7 [1]	11	5,7 mg
13	22	138,3 mg

[1] Kleine Eier.

Darnach beträgt die Zunahme der perivitellinen Flüssigkeit das 461-fache des ursprünglichen Gewichtes. Wahrscheinlich nimmt auch das Trockengewicht zu, da die Eihülle nicht streng semipermeabel ist, i. e. Salze eintreten können, die allerdings teilweise vom Embryo zum Aufbau gebraucht werden. Für eine Trockengewichtszunahme sprechen auch die von Stadium 10 an auftretenden braunen Körper, die am Schlusse der Entwicklung sehr zahlreich im Ei vorhanden sind. RANZI (1926) schreibt:

« In der perivitellinen Flüssigkeit sind Klümpchen einer braunen, nicht näher identifizierten Substanz suspensiert, die mit fortschreitender Entwicklung zunehmen und die durch die Strömung in der perivitellinen Flüssigkeit ständig bewegt werden. »

d) *Volumveränderungen der Eier und Embryonen im Laufe der Entwicklung.*

Das spezifische Gewicht von Eiern gleicher Stadien schwankt, im Gegensatz zum absoluten Gewicht, nur in äusserst geringem Masse, da parallel mit der Gewichts- auch eine Volumvergrösserung eintritt. Zur Bestimmung des spezifischen Gewichtes eignete sich besonders die Schwebemethode mit den Flüssigkeiten Chloroform ($s = 1{,}52$) und Xylol ($s = 0{,}87$), aus denen sich durch geeignete Mischungen eine Serie von Flüssigkeiten mit spezifischen Gewichten von 0,87 bis 1,52 herstellen lassen. Das spezifische Gewicht des

Aquariumwassers von Neapel bestimmte ich nach dieser Methode zu 1,045; mit dem Aräometer zu 1,039. Die gewonnenen spezifischen Gewichte sind also alle etwas zu gross. Figur 18 stellt das spezifische Gewicht der Eier und Embryonen mit einer Genauigkeit von 0,01 dar. Die verschieden rasche Senkungsgeschwindigkeit ermöglichte eine Interpolation der Werte.

Die Abnahme des spezifischen Gewichtes des Eies ist am Anfange, entsprechend der stärkeren Aufnahme von Meerwasser, grösser als am Schlusse. Das spezifische Gewicht des Embryos ohne Dotter-

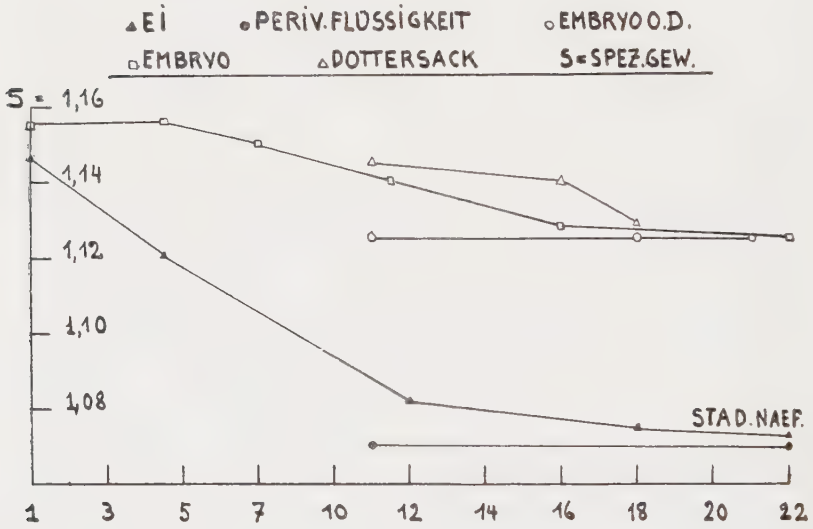

Fig. 18.
Spezifisches Gewicht der Eier und Embryonen von *Loligo vulgaris* im Laufe der Embryonalentwicklung.

sack bleibt interessanterweise trotz Einlagerung des innern Dotters konstant auf 1,125, währenddem das spezifische Gewicht des äusseren Dottersackes und demzufolge auch das des gesamten Embryos abnimmt. Die schwebende Stellung des Embryos im Ei mit dem herunterhängenden Dottersack erklärt sich durch das grössere spezifische Gewicht des äusseren Dotters. Hervorzuheben ist, dass die perivitelline Flüssigkeit stets ein etwas grösseres spezifisches Gewicht (1,07) als das Meerwasser (1,045) hat.

Das Volumen der Eier resp. der Embryonen lässt sich nun mit Hilfe des absoluten und des spezifischen Gewichtes leicht berechnen.

Neben dieser indirekten Methode bestimmte ich das Volumen auch durch direkte Messung [1]. Ich liess mir Kapillarröhrchen von 3, 4, 6 und 8 mm Innendurchmesser herstellen, die unten verschliessbar und von mm zu mm eingeteilt waren. Vor jeder Messung, die je nach der Grösse des Objektes mit einem entsprechenden Röhrchen geschah, wurde dieses bis zu einer bestimmten Marke mit Formollösung angefüllt, dann eine grössere Anzahl vorfixierter Eier resp. Embryonen eingefüllt und die Steighöhe bestimmt. Daraus liess sich das Volumen leicht berechnen. Eine Vorhärtung in Formollösung musste stattfinden, um das anhaftende Wasser völlig abtrocknen zu können.

Zur Volumbestimmung der Eier wurden ferner die Achsen mit dem Okularmikrometer gemessen. Die Eier wurden als Rotationsellipsoide aufgefasst, deren Volumina sich aus den Achsenlängen leicht ergaben.

In den ersten Stadien (bis ca. Stadium 9) sind die Eier allerdings hühnereiförmig, später aber fast genau Rotationsellipsoide.

Es wurden selbstverständlich immer mehrere Eier zur Bestimmung der Achsengrösse verwendet und daraus das Mittel bestimmt. Das Volumen der *Loligo*eier von Gelege 1 und 2 (s. Tab. VI), wie auch der Eier von Tabelle VIII, ist in Tabelle XIII dargestellt.

Wie wir aus der Tabelle ersehen, stimmen die gefundenen Werte wenigstens innerhalb gewisser Grenzen sehr gut miteinander überein. Da das spezifische Gewicht der Eier nicht stark von der Einheit abweicht, verläuft die Volumzunahme parallel mit der Gewichtsvergrösserung. Schaper (1902) definiert Wachstum als Volumvergrösserung, und in diesem Falle könnten wir es auch als Gewichtszunahme definieren. Bei Gelege 1 ist die Zunahme bis Stadium 14 von Stadium zu Stadium ca. 35 %, später ca. 15 %. Die Gegensätze in der Volumvergrösserung sind also noch etwas stärker als beim Gewichtszuwachs.

Tabelle XIV zeigt die berechneten und gemessenen Embryovolumina von *Loligo*. Es handelt sich dabei um die gleichen Embryonen,

---

[1] Der von Lindahl (1931) angegebene, komplizierte Volumbestimmungsapparat war in diesem Falle zwecklos.

Tabelle XIII: *Volumina der Loligo-Eier.*

Gelege 1 (s. Tab. VI)			Gelege 2 (s. Tab. VI)			Eier die in Tab. VIII verwendet			
Stadium	V=G/s mm³	V gemessen mm³	Stadium	V=G/s mm³	V gemessen mm³	Stadium	V=G/s mm³	V gemessen mm³	$V = {}^4/_3 ab^2 \pi$ mm³
1	3,7		3	5,3	4,0	1	2,88	2,5	2,2
2	3,9		6	7,3	7,7	4	4,6	4,9	4,4
4	4,2		8	9,7	8,4	7	8,9	8,5	5,1
6	4,3	5,3	11	28,3		11	9,8	13,8	11,4
7	6,7	6,5	13	38,9	38,6	22	135,5	142,0	ca 120
9	11,4	11,7	14–15	51,1	47,0				
13	35,0	36,7	15	52,0					
14	45,0	47,0	18	82,4					
15-16	63,8	62,8	19	83,2	86,6				
17-18	73,3	72,4	20	105					
18-19	83,0	83,0	21	121					
19-20	88,0								
20-21	114,0	113,7							
21-22	133,8								

Tabelle XIV: *Volumen der Embryonen von Loligo vulg. u. Alloteuthis subulata.*

Stadium Naef	Loligo vulgaris (s. Tab. IX)		Alloteuthis subulata		
	V = G/s mm³	Volumen gemessen mm³	Volumen gemessen mm³	Frischgewicht mg	Trockengewicht mg
1	1,3				
2	1,9				
4	1,94				
9	2,4		1,2		
11	3,06	3,13			
13	2,83		1,5	1,6	
16	3,7	3,13			
20	4,2		2,0	1,7	0,34
22	4,6	4,4 3,5			

die in Tabelle IX verwendet worden sind (siehe auch Fig. 17).

Das Volumen der perivitellinen Flüssigkeit, das sich aus Tabelle XII mit Hilfe ihres spezifischen Gewichtes (1,07) berechnen lässt, steigt von 0,28 ccmm auf 129,3 ccmm, nimmt also im Laufe der Entwicklung um das 461-fache zu. Vergleichen wir die Volumina von Embryo, perivitelliner Flüssigkeit und Eihülle gleicher Eier in Bezug auf das Ei, so ergeben sich die in Tabelle XV dargestellten Werte.

Das Volumen des Chorions ist auch aus seiner Dicke und den Eiachsen näherungsweise berechenbar. Diese beträgt auf Stadium1: 0,045 mm, auf Stadium 20: 0,014 mm [1], und das Volumen, unter der Annahme, dass das Ei exakt ein Rotationsellipsoid darstellt, ist 1,17 resp. 3,16 ccmm. Die erste Zahl stimmt mit der in Tabelle XV angeführten Zahl recht gut überein. Bei Eiern, die sich auf Stadium 20 befinden, bedeutet ein Fehler von 1 % eine Abweichung

Tabelle XV: *Verhältnis der Volumina der einzelnen Bestandteile des Loligo-Eies.*

Stadium Naef	Eivolumen		Perivitelline Flüssigkeit		Embryo-volumen		Volumen der Eihülle	
	Absolut mm³	in %	Absolut mm³	in %	Absolut mm³	in %	Absolut mm³	in %
1	2,88	100	0,28	10	1,3	45	1,3	45
22	135,5	100	129,3	96	4,6	3	1,6	1

von ca. 1,2 ccmm. Da der Fehler auf diesem Stadium aber sicher grösser ist (die Eihülle ist nicht überall genau gleich dick), so ist die erhaltene Zahl (3,16 ccmm) praktisch unbrauchbar.

Ganz gewaltig ist die Zunahme der perivitellinen Flüssigkeit, die am Anfange 4,5-mal kleiner, am Schlusse 32-mal grösser als der Embryo ist. Gray (1926) schreibt, dass beim ausschlüpfenden Embryo der Forelle die Eimembran + perivitelline Flüssigkeit nur ca. 10 % des Eigewichtes beträgt.

[1] Bei *Sepia officinalis* fand ich am Entwicklungsbeginn für das Chorion eine Dicke von 0.013 mm.

B. Wachstum der Eier und Embryonen von *Alloteuthis subulata.*

Am 12. August 1933 fand ich auf *Microcosmus* in Banyuls-sur-mer 2 Eigallerten von *Alloteuthis subulata.* Die Eianzahl war kleiner als sie Grimpe (1925) für diese Art angibt. Es waren nur 10 resp. 9 Eier pro Laichpatrone vorhanden (Grimpe gibt 19 als Minimalzahl an). Meines Wissens sind Eier dieser Form in B a n y u l s noch nie signalisiert worden. Ich bestimmte die Achsengrösse der Eier und erhielt durch Berechnung die in Tabelle XVI angegebenen Volumina.

Im Gegensatz zu *Loligo* drücken die Eier von *Alloteuthis*, etwa von Stadium 16 an, wegen Platzmangel gegeneinander, sodass von diesem Stadium an die Eiform unregelmässig wird, da sich die Eier gegenseitig abplatten. Interessanterweise erfolgt die Hauptvolumzunahme der Eier n i c h t wie bei *Loligo* am Entwicklungsbeginn, sondern etwa von Stadium 9 bis Stadium 16, und der Zuwachs beträgt hier von Stadium zu Stadium zwischen 20 und 70 %. Das Volumen des Eies ist etwa um die Hälfte kleiner als bei *Loligo.*

In Tabelle XIV sind einige Volumina und Gewichte von *Alloteuthis*-Embryonen dargestellt.

Tabelle XVI: *Gewicht und Volumen der Eier von Alloteuthis subulata.*

Stadium Naef	$V = \frac{4}{3} ab^2 \pi$ mm³	Vol. gemessen mm³	Frischgewicht mg	Trockengewicht mg
1	1,82	1,80	1,82	0,35
9	2,24			
11	7,59			
12	9,13			
13	14,2	12,5		
15	24,6			
16	31,0			
18	39,0			

Die Embryovolumina gehen, wie zu erwarten, parallel mit ihrem Gewichte. Die Embryonen von *Alloteuthis* besitzen ungefähr die

halbe Grösse der *Loligo*-Embryonen. Es scheint somit zwischen Ei und Embryovolumen eine Abhängigkeit zu bestehen, die sich darin ausdrückt, dass doppelt so grosse Embryonen (*Loligo*) auch doppelt so grossen Eiern entsprechen, die Menge der perivitellinen Flüssigkeit also in Bezug auf den Embryo sowohl bei *Loligo* wie auch bei *Alloteuthis* die gleiche ist.

C. Wachstum der Totaleier und Embryonen von *Sepietta oweniana* (?) und *Sepiola robusta*.

Das Material erhielt ich während meines Aufenthaltes in Banyuls-sur-mer im Sommer 1933. Die Eier wurden hauptsächlich auf der Ascidie *Microcosmus* gefunden. Alle Gewichtsbestimmungen wurden bei vorher in Formol (4 %) gehärteten Eiern vorgenommen. Die untersuchten Eier gehörten stets verschiedenen Gelegen an. Es ist deshalb nicht möglich, Wachstumskurven zu geben.

Die Entwicklungsdauer des Eies im Aquarium bei einer Durchschnittstemperatur von 23° C betrug für *Sepietta oweniana* ca. 25 Tage, also nur wenig mehr als bei *Loligo*.

a) *Gewichtszunahme der Totaleier.*

Es wurden das Frisch- und Trockengewicht von Totaleiern verschiedener Ablagen bestimmt (Tab. XVII). Auf eine Feststellung

Tabelle XVII: *Frisch- und Trockengewicht der Totaleier von Sepietta und Sepiola.*

Sepietta oweniana (?)				*Sepiola robusta*			
Stadium	Frisch-gewicht mg	Trocken-gewicht mg	% Wasser	Frisch-gewicht mg	Trocken-gewicht mg	% Wasser	Stadium
3	21,05	4,35	79,3	68,3	13,7	80,0	4
7	26,7	4,75	82,3	64,1	12,7	80,2	12
13	27,7	4,90	82,4	88,2	11,4	87,1	16
17	46,3	5,80	87,5				

des Aschengewichtes wurde verzichtet, da von Ranzi (1930) diese Verhältnisse bei *Sepia officinalis* eingehend studiert worden sind und wir annehmen können, dass sich die Sepiolinen in dieser Beziehung ähnlich verhalten.

Wir sehen, dass das Frischgewicht besonders nach Stadium 12 stark zunimmt . Dieses Verhalten entspricht dem der Laichgallerte von *Loligo* und ist auch hier durch eine starke Aufnahme von Wasser (und Salzen) bedingt. Der Wasserprozentsatz ist tiefer als bei *Loligo* (91,9–94,3 %), entspricht aber etwa dem von *Sepia* (85–88 %).

b) *Gewichtszunahme der Eier und Embryonen.*

Entsprechend der Gewichtszunahme der Totaleier nimmt auch das Frischgewicht der Eier erst in der zweiten Entwicklungshälfte sehr stark zu (Tab. XVIII). Das Verhalten deckt sich mit dem von *Alloteuthis*, nicht aber mit der Vergrösserung der *Loligo*-Eier, die ihre Hauptvolumzunahme bis Stadium 14 besitzen. Doch entspricht die Gewichtszunahme hier ganz den morphologischen Veränderungen im Ei; denn die perivitelline Flüssigkeit tritt erst n a c h Stadium 8 deutlich in Erscheinung, und die Menge ist bei Eiern von Stadium 12 noch klein. Das Chorion liegt daher lange Zeit dem Embryo dicht an.

Tabelle XVIII: *Gewicht und Volumen der Eier von Sepietta und Sepiola.*

Art	Stadium	Frischgewicht mg	Trockengewicht mg	% Wasser	Vol. gemessen mm^3	Achsen in mm	$V = {}^4/_3 ab^2 \pi$
Sepietta oweniana (?)	3	9,9	2,75	72,3	8,25	2,5×2,1	5,8
	7	10,5	2,7	74,3	10,00	2,6×2,2	6,5
	13	16,8	3,3	80,4	13,75	2,8×2,7	10,5
	17	38,5	3,8	90,1	38,50	3,6×3,3	20,5
	22	50,0			55,0	4,6×4,5	48,5
Sepiola robusta	4	36,2	9,8	73	35,75	4,0×4,0	33,4
	12	42,6	10,0	76,6	41,25	4,2×3,9	33,2
	16	62,5	7,8	87,5	55,0	4,8×4,4	48,4

Das Volumen muss, da das spezifische Gewicht grösser als 1 ist, etwas kleiner als das Gewicht sein. Die gemessenen und aus den Eiachsen berechneten Volumina weichen nicht sehr stark voneinander ab; doch kommen die gemessenen Werte der Wirklichkeit sicher näher, wie der Vergleich mit den Gewichtszahlen zeigt. Die Unterschiede werden teilweise durch die Schwankungen der Eigrössen (selbst in gleichen Ablagen) gerechtfertigt.

Die Achsengrössen stellen einen Mittelwert dar; denn ich fand z. B. in der gleichen Ablage auf Stadium 2 Achsengrössen von 2,46 × 1,92 und 2,28 × 1,56, und in älteren Stadien sind die Schwankungen noch grösser. Naef (1923) gibt für *Sepiola robusta* die Eiachsen beim Entwicklungsbeginn zu 4,0 × 3,6 an, was mit meinen Werten recht gut übereinstimmt. Für *Sepietta oweniana* wird die ursprüngliche Eigrösse zu 2,4 × 2,0 angegeben, für *Sepietta obscura* 2,2 × 1,9 und für *Sepiola ligulata* 2,6 × 2,2. Die Achsengrössen der genannten Arten sind also nur wenig verschieden und schwanken innerhalb der Variationsgrösse der Eier der gleichen Ablage.

Da sich die *Sepiola*- und *Sepietta*-Gruppe erst n a c h Stadium 17 genau unterscheiden lassen (L e u c h t d r ü s e n !), ist es sehr wohl möglich, dass sich bei den Analysen der *Sepietta oweniana*-Eier auch Eier von *Sepietta obscura* und *Sepiola ligulata* dabei befanden.

Auch der Embryo wächst, namentlich durch Einlagerung von Wasser, im Laufe der Entwicklung beträchtlich an. Dass auch Salze in seinen Körper eingelagert werden, scheint mir selbstverständlich (Tab. XIX). Leider ist ein genaues Herauspräparieren vor Stadium 12 nicht möglich.

Tabelle XIX: *Gewicht und Volumen der Embryonen von Sepietta und Sepiola.*

Art	Stadium	Frisch-gewicht mg	Trocken-gewicht mg	% Wasser	Vol. gemessen mm^3
Sepietta oweniana (?)	13	9,5	2,1	77,9	8,75
	17	14,0	2,5	82,1	12,5
Sepiola robusta	22	18,0	3,5	80,6	17,0

Der Wasserprozentsatz bleibt in den untersuchten Stadien fast konstant, während er bei *Loligo* stark steigt (46,7–76,9 %). Er ist bedeutend höher als bei *Loligo* und *Sepia*.

Das Gewicht der Eihülle bestimmte ich bei *Sepietta* zu 3,5 mg, bei *Sepiola robusta* zu 6 mg. Das Trockengewicht betrug 0,53 resp. 0,70 mg. Mit Hilfe dieser Zahlen ist es uns nun möglich, das Gewicht der perivitellinen Flüssigkeit zu bestimmen (Tab. XX).

Tabelle XX: *Gewicht der perivitellinen Flüssigkeit (bei Sepietta).*

Stadium	Frischgewicht mg	Trockengewicht mg
13	3,8	0,67
17	21,0	0,77

Wie wir sehen, ist die Zunahme der Flüssigkeit besonders zwischen Stadium 13 und 17 sehr gross, und auch das Trockengewicht nimmt, wenn auch schwach, zu. Dies lässt auf eine Zunahme der Salze in der perivitellinen Flüssigkeit schliessen, da hier die braunen Körper, die wir in der perivitellinen Flüssigkeit von *Loligo* treffen, nicht vorhanden sind.

Berechnen wir endlich (Tab. XXI) das Gewicht der Hüllen in verschiedenen Entwicklungsstadien als Differenz von Totalei- und Eigewicht, so sehen wir bei beiden Arten eine schwache Abnahme des Frischgewichtes.

Tabelle XXI: *Gewicht der Hüllen von Sepiola und Sepietta (berechnet).*

Art	Stadium	Frisch-gewicht mg	Trocken-gewicht mg	% Wasser
Sepietta oweniana (?)	3	11,15	1,6	85,6
	7	16,2	2,05	87,4
	13	10,9	1,6	85,3
	17*	(7,8)	(2,0)	(74,4)
Sepiola robusta	4	32,1	3,9	88,0
	12	21,5	2,7	87,5
	16	25,7	3,6	86,0

* Siehe Text.

Da sich aber die Hüllen, namentlich in älteren Stadien, von den Eiern nicht exakt loslösen lassen, fallen die Fehler des ungenauen Präparierens hier besonders stark ins Gewicht. Deshalb wurden Hüllen von *Sepietta oweniana* (?) noch direkt analysiert und zeigten auf Stadium 4 einen Wassergehalt von 90 %, auf Stadium 17 einen solchen von 89 % (Mittelwerte je zweier Analysen), was darauf schliessen lässt, dass sich auch hier, gleich wie bei *Loligo*, der Wassergehalt der Hüllen im Laufe der Entwicklung nicht ändert.

III. TEIL.

A. Die Bedeutung der Hüllen (bei *Loligo* untersucht).

Währenddem das Eivolumen der decapoden Cephalopoden im Laufe der Entwicklung gewaltig zunimmt (s. Teil II), bleibt es bei den octopoden Cephalopoden stets k o n s t a n t (vergl. Portmann 1933). Da nun die Octopodeneier n i c h t ,wie dies bei Decapodeneiern der Fall ist, von weichen Gallerthüllen, sondern einer harten Schale umgeben werden, wurde vermutet, dass eine Beeinflussung des Eivolumens durch die H ü l l e n bestehe.

Dass die Hüllen keinen absoluten Schutz gegen Tierfrass darstellen, geht daraus hervor, dass in einer Laichablage von *Loligo vulgaris* ein Polychät: *Capitomastus minimus* Langerhans, parasitierend gefunden wurde, über den Harant und Jecklin (1933) berichtet haben. Weitere Bewohner der Laichgallerte sind nicht bekannt. Die Aussenhülle bietet einen sehr guten Bakterienschutz; beim Zerschneiden der Gallerte geht diese Schutzwirkung allerdings völlig verloren. Dieser Hüllenschutz ist es sehr wahrscheinlich, der die Pflege der Eier durch das Muttertier, den wir bei den Octopoden finden (Naef 1928, p. 263), überflüssig macht.

Bei Tierformen, die ihre Eier im Süsswasser ablegen (z. B. *Rana*), ist es von grosser Bedeutung, dass die Gallerthüllen die Eier vor dem raschen Austrocknen bewahren. Dieser Schutz der Aussenhüllen bei Wassermangel trifft auch bei *Loligo* zu, wenngleich eine Austrocknungsgefahr bei Cephalopodeneiern nicht besteht. Embryonen in völlig intakten Laichpatronen zeigen nämlich, wenn sie 20½ Stunden an der Luft (bei einer Temperatur von ca. 25° C) liegen, noch Mantelkontraktionen, währenddem bei einem parallelen Versuche mit einer Gallerte ohne äusserste Hülle der Tod der Embryonen schon nach 12 Stunden eintritt.

Dass die Hüllen die Eier vor dem Verstreutwerden bewahren, ist ohne weiteres klar. Diese Vereinigung ist e m i n e n t w i c h t i g, da das Muttertier bei der Eiablage bestimmt optimal günstige

Bedingungen für die Eientwicklung aussucht. Dies geschieht namentlich im Hinblick auf die Wasserströmungen und die damit verbundene O-Zufuhr. Im Schau-Aquarium von Neapel befand sich die Eiablage von *Loligo* immer dort, wo die Eischläuche nur von einem geringen Teile des einfliessenden Wassers getroffen wurden. Bevorzugt wird die Ablage n a h e d e r W a s s e r o b e r f l ä c h e, da so die Eier einer schwachen O b e r f l ä c h e n s t r ö m u n g ausgesetzt sind[1]. Um während der Entwicklung keine grossen Verluste zu erhalten, musste ich die Eiablagen stets nahe der Wasseroberfläche befestigen, sodass die Laichpatronen frei nach unten schwebten.

Um über die Bedeutung der Exposition in Bezug auf die Grössen- und Gewichtszunahme der Eier genaueren Aufschluss zu erhalten, wurden Laichpatronen von *Loligo* verschiedenen Strömungen ausgesetzt (Tab. XXII *a*).

Aus Tabelle XXII *a* entnehmen wir, dass die Eigelege, die in optimaler Strömung (No. 1, 2, 3) gehalten werden, an Gewicht äusserst stark zunehmen. So zeigt beispielsweise No. 2 von Stadium 12 bis Stadium 19 eine Gewichtszunahme von 117 % (Anfangsgewicht = 100 %). Gallerte No. 4, die in sehr starker Wasserströmung gehalten wurde, nahm nur sehr schwach zu. Werden die Eigelege nicht nahe der Wasseroberfläche gehalten (No. 5, 6), so hat dies ebenfalls eine Gewichtshemmung (und damit verbunden natürlich auch eine Volumenhemmung der Eier) zur Folge. Das Halten der Eigelege in stehendem Wasser kann sogar einen Gewichtsverlust bedingen (No. 7, 8).

Um die Wirkung der Wasserströmung auf Gewichts- resp. Volumzunahme der Eigelege noch unmittelbarer vergleichen zu können, wurden 3 Eipatronen d e r g l e i c h e n A b l a g e in verschiedene Expositionen zur Wasserströmung gebracht (Tab. XXII *b*).

Es wurde auf die Gleichheit der Temperatur (23–24°) bei allen drei Versuchen geachtet. Gallerte 1 wurde in einem Wassergefäss (Inhalt ca. 0,3 l.) gehalten, und das Wasser täglich einmal erneuert. Gallerte 2 war in sehr guter, aber n i c h t o p t i m a l e r Ober-

[1] Das massenhafte Ablegen der Eier von verschiedenen Weibchen an einem bestimmten Ort schreibe ich der dort herrschenden günstigen Strömung zu.

flächenströmung aufgehängt, und Gallerte 3 wurde direkt unterhalb des starken Wassereinflusses gehalten.

Tabelle XXII *a*: *Gewichtszunahme von Loligo-Eigelegen, die in verschiedenen Wasserströmungen gehalten wurden.*

Stadium	Gallerte 1 [1] mg	Gallerte 2 [1] (T. III) mg	Gallerte 3 [1] mg	Gallerte 4 [2] mg	Gallerte 5 [3] mg	Gallerte 6 [3] mg	Gallerte 7 [4] mg	Gallerte 8 [4] mg
3							3790	4410
4							3730	
6	5630						3720	4500
7						2730		
8							3660	
9		3320				2890		3770
10					4720	3250		
11		3470			4790			
12		3700	4760		5170	3500		
13		4780						
14		5610			5690	3710		
16		6170	8760		5710	3920		
17		6860			5960			
18		7500		4000	6200			
19		8040			6450			
21	12640	8850		4080				

[1] Gallerte No. 1, 2 und 3 wurden nahe der Wasseroberfläche in schwächerer Strömung gehalten (optimale Strömung).
[2] Gallerte No. 4 wurde nahe der Wasseroberfläche in sehr starker Strömung gehalten.
[3] Gallerte No. 5 und 6 wurden nicht an der Wasseroberfläche in schwacher Strömung gehalten.
[4] Gallerte No. 7 und 8 wurden in Gefässen mit täglicher Wassererneuerung gehalten.

Besonders schädigend wirkt allzu starke Sauerstoffzufuhr, wo bei nach anfänglicher Gewichtszunahme eine schwache Gewichtsabnahme erfolgt, die vom Tod der Embryonen begleitet ist. Die Gewichtsabnahme ist möglicherweise dem Loslösen von Fetzen der Aussenhülle der Laichpatrone zuzuschreiben.

Auch in Bezug auf die Entwicklung der Embryonen erhielt ich Unterschiede:

TABELLE XXII *b*: *Eipatronen der gleichen Ablage in verschiedenen Wasserströmungen gehalten.*

Datum	Gallerte 1		Gallerte 2		Gallerte 3	
August 1933	Stadium	Gewicht in mg	Stadium	Gewicht in mg	Stadium	Gewicht in mg
7	13	3833	13	3035	13	3647
8	13-14	4190	14	3305	14	3905
9	14	4350	15	3530	15-16	4080
10	15	4480	16	3800	17	4200
11	16	4650	17	4000	19	4150*
13	18	4810**	19	4310	20-22	3890*
Gewichts – Zunahme in %:		25,5%		42%		6,7%

* Einige Dottersäcke zerfallen.
** Embryonen teilweise zerfallen.

Bei allzu schwacher Sauerstoffzufuhr (Gallerte 1, Tab. XXII *b*) entwickeln sich die Embryonen langsamer, bei sehr starker Strömung tritt eine Beschleunigung ein. Dabei können die Embryonen der gleichen Laichpatrone mehrere NAEF'sche Stadien voneinander abweichen.

Aus diesen Experimenten ergibt sich deutlich, dass durch die Befestigung an einem Ort mit günstiger Wasserströmung das Muttertier den grössten Teil der Embryonen vor dem Absterben bewahrt. Die Entwicklungsmöglichkeit der Embryonen steht also in direkter Beziehung zur Exposition der Eipatronen in Bezug auf die Wasserströmung. Bei ungenügender oder allzu starker Wasserzufuhr wird die Gewichts- und damit natürlich auch die Volumvergrösserung der Eier (resp. Eigelege) gehemmt und gleichzeitig der Embryo an der normalen Entfaltung seiner Lebensaktivität verhindert.

Können sich die Eier aber unter gewissen Bedingungen auch ohne Hüllen entwickeln, oder sind diese für den Embryo lebensnotwendig ? HYKES (1928, p. 1029) entfernte bei *Rana fusca* die Aussenhüllen der Eier. Es zeigte sich, dass sich dabei die

Embryonen rascher entwickeln und dass sich das Ausschlüpfen um ca. 3 Tage verfrüht. Werden die Eier aber in destilliertem Wasser ohne Aussenhüllen aufgezogen, dann vermögen sich die Embryonen nicht auszubilden, währenddem bei intakten Eiern auch in diesem Medium eine normale Entwicklung erfolgt. Hykes kommt deshalb zum Schlusse, dass die gelatinöse Masse eine wichtige Rolle gegenüber osmotischen Druckveränderungen und der Anwesenheit gewisser Jonen spielt.

Auch ich löste in den verschiedenen Entwicklungsstadien *Loligo*-eier möglichst sorgfältig aus dem Gallertverbande los und liess sie ohne Hüllen entwickeln. Bei einer ersten Reihe von Versuchen wurden die Eier in Gefässen gehalten, deren Wasser sehr häufig gewechselt wurde. Die Eier sanken, dank ihrer spezifischen Schwere, auf den Boden des Gefässes. Bei allen Versuchen wurde festgestellt, dass Volumen und Gewicht der Eier fast völlig k o n s t a n t blieben. Der perivitelline Raum blieb klein, und der Embryo wurde an der Entwicklung gehemmt. Trotzdem gelang es einigen wenigen Embryonen, wenn auch stark d e f o r m i e r t, aus Eiern, die auf Stadium 4 herausgeschält worden waren, auszuschlüpfen. V o r diesem Stadium herauspräparierte Eier konnten sich unter den erwähnten Bedingungen n i e entwickeln. Es ist aber geradezu erstaunlich, wie sich der Embryo auf einen kleinen Raum zusammenkrümmen und sich doch weiter entwickeln kann. Sein Aufbau hat auf Kosten der vorhandenen perivitellinen Flüssigkeit und des Nährdotters zu erfolgen; denn es ist ausgeschlossen, dass bemerkenswerter Zuschuss aus dem Meerwasser erfolgen kann.

Ein Wachstum der Embryonen findet solange statt, als perivitelline Flüssigkeit im Ei vorhanden ist. Erst wenn diese r e s t l o s vom Embryo aufgebraucht worden ist, geht dieser zugrunde. Unter sehr vielen Eiern, die auf Stadium 1 herauspräpariert wurden, gelang es e i n e m Embryo, sich bis Stadium 12 zu entwickeln. Einige Embryonen von auf Stadium 3 herausgelösten Eiern, die unter den oben genannten Bedingungen gehalten wurden, entwickelten sich sogar bis Stadium 16, da nun die verfügbare Menge der perivitellinen Flüssigkeit im Ei schon bedeutend grösser ist. Stets erhielt ich bei diesen Versuchen einen grossen Prozentsatz von Eiern, die bald nach dem Herauspräparieren aus der Eipatrone opak wurden.

Ich schrieb die fast völlige Konstanz des Volumens und des dadurch verursachten Eingehens des grössten Teiles der Embryonen den ungünstigen Strömungsverhältnissen zu.

Es wurden deshalb weitere Versuche unternommen, bei denen die Eier in kleinen porösen Behältern in optimal günstiger Strömung nahe der Wasseroberfläche gehalten wurden. Es zeigte sich, dass hier die Volumvergrösserung eine sehr gute, wenn auch nicht normale war.

Beispielsweise vergrösserten Eier, die auf Stadium 12 aus den Hüllen herausgelöst wurden, ihre Achsen bis Stadium 20 von 3,72 × 3,51 auf 4,38 × 4,17 mm (normal 5,0 × 4,8), und die Embryonen waren normal beweglich.

Von 16 Eiern, die auf Stadium 2–3 herausgelöst und in günstiger Strömung gehalten wurden, entwickelte sich die Hälfte bis zum Ausschlüpfen. Die Eier zeigten auf Stadium 20 Grössen von 3,44 × 3,24 mm (normal 5,0 × 4,8), sodass die Embryonen etwas zusammengekrümmt waren. Einige Embryonen waren in der Entwicklung stark zurückgeblieben und hatten entsprechend kleinere Eier. Leider konnten keine Versuche in dieser Art mit Eiern von Stadium 1 unternommen werden, da dieses Stadium mir bei der Untersuchung dieser Frage mangelte. Es ist aber anzunehmen, dass auch einige Embryonen solcher Eier zum Ausschlüpfen kommen würden.

Um die stets eintretende Hemmung der Volumvergrösserung bei entschälten Eiern (selbst in optimaler Strömung) noch deutlicher zu sehen, wurden die Hüllen am untern Ende einer Laichpatrone weggelöst, sodass die Eier nur noch lose am Eigelege hingen, währenddem der obere Teil unverletzt blieb. Die Laichgallerte wurde in optimal günstige Strömung gehängt.

Eigrössen vor dem Versuch (Stad. 11)	3,43 × 3,10
Eigrössen nach dem Versuch:	
a) entblösste Eier (Stad. 14)	3,63 × 3,48
b) Eier in den Hüllen (Stad. 14)	4,00 × 3,56

Der Unterschied in der Volumvergrösserung ist beträchtlich, und man muss annehmen, dass es den Gallerten gelingt, die Wasser-

und Sauerstoffzufuhr zu regulieren. Das entschälte Ei ist den Aussenschwankungen aber ganz direkt ausgesetzt. [1]

Wahrscheinlich hat auch die unmittelbare Einwirkung des Meerwassers mit seinen Elektrolyten auf die Eihülle einen dehnungshemmenden Einfluss und erschwert die Wasseraufnahme.

Es musste noch untersucht werden, ob die Gallerthüllen, wie dies Hykes bei *Rana* annimmt, imstande sind, die Eier vor osmotischen Druckschwankungen zu schützen. Zu diesem Zwecke wurden intakte Laichgallerten und losgelöste Eier in verschieden stark abgeändertes Seewasser gelegt (von destilliertem Wasser bis zu durch Verdampfen von gewöhnlichem Seewasser hergestelltem, stark konzentriertem Salzwasser).

Es zeigte sich dabei, dass die Eier sich, was Sterblichkeit der Embryonen und Volumvergrösserung (Achsenmessungen) anbetrifft, mit und ohne Aussengallerten genau gleich verhalten. Beim Einlegen in abnormales Seewasser (verdünntes und konzentriertes) verlieren die sich dabei sicher stark verändernden Hüllen die Fähigkeit, das Volumen der Eier zu regulieren. So quillt beispielsweise die Laichpatrone beim Einlegen in destilliertes Wasser sehr rasch auf, wird nach 50 Minuten völlig undurchsichtig und opak und bekommt ein zerfasertes Aussehen. Umgekehrt entwässern sich die Gallerthüllen in konzentriertem Meerwasser rasch. Sie werden durchsichtig und weich und tauchen nach anfänglichem oberflächlichem Verweilen bald in die Konzentration ein (über die Volumveränderungen der losgelösten Eier, siehe p. 648 ff).

Zusammenfassend sehen wir, dass sich die Embryonen in intakten Eigelegen, wie auch in herauspräparierten Eiern dann und nur dann normal entwickeln können, wenn diese in optimal günstiger Wasserströmung gehalten werden. Ist dies nicht der Fall, dann nehmen Gewicht und Volumen der Eier (resp. Laichpatronen) nicht mehr in normaler Weise zu, und die Embryonen gehen an Platzmangel zugrunde. Die Bedeutung der Gallerthüllen besteht also darin, die Eier in einer vom Muttertier ausgesuchten, günstigen Wasserströmung zu halten. Nur so wird

[1] Das Wasser gelangt nicht in bestimmten Bahnen zum Ei. Dies zeigten Versuche mit Eosinlösungen (saurer Farbstoff), die in die verschiedensten Teile der Gallerte injiziert wurden. Eine bestimmt gerichtete Wanderung der Farbe fand nie statt.

die normale Lebensaktivität der Embryonen und damit verbunden die starke Volumvergrösserung der Eier garantiert. Eine Schutzwirkung gegen osmotische Druckschwankungen besitzen die Gallerthüllen aber nicht.

B. Die physikalisch-chemischen Kräfte beim Wachstum der Eimasse.

a) *Entstehung des perivitellinen Raumes (Chorionhöhle).*

Es soll im Folgenden versucht werden, die Verhältnisse des osmotischen Druckes im Ei, spez. von *Loligo* darzustellen. Um völlig gesicherte und umfassende Tatsachen geben zu können, wären Gefrierpunktsbestimmungen, die mir leider fehlen, notwendig. Trotzdem glaube ich, einige Einsicht in die osmotischen Verhältnisse der Decapodeneier gewonnen zu haben.

Besonders nahe liegt ein Vergleich der Verhältnisse des *Loligo*-eies mit denen beim Froschei; denn schon der Bau der Laichablage stimmt bei beiden weitgehend überein. Auch beim Froschei (ich denke spez. an *Rana fusca*) wird das Chorion von zwei verschiedenen Gallertschichten umgeben und die Chorionhöhle (= perivitelliner Raum) wächst (spez. nach Abschluss der Gastrulation) beträchtlich an.

Voss (1926) beschreibt bei *Rana* die Entstehung des perivitellinen Raumes folgendermassen:

« Nach der Besamung tritt zwischen Ei und Chorion, das bis dahin der Oberfläche des Eies ganz dicht anlag, ein schmaler, spaltförmiger Raum auf, der von einer eiweisshaltigen Flüssigkeit erfüllt ist, dem Perivitellin, das von dem Ei infolge einer Entwicklungserregung ausgeschieden wird. »

Auch bei der Bachforelle entsteht nach Svetlov (1929) der perivitelline Raum unmittelbar nach der Eiablage, und die Flüssigkeit, die in das Ei eintritt, ist wahrscheinlich Wasser, das durch die Membran diffundiert.

Betrachten wir ein reifes Ovarialei von *Loligo*, so ist von einer perivitellinen Flüssigkeit noch nichts zu sehen. Das Chorion liegt dem Eidotter dicht an; einzig unterhalb der Mikropyle findet sich ein kleiner Raum, der nach Schweikart (1905) mit Ovoplasma angefüllt ist, das sich in einer äusserst feinen Schicht zwischen Chorion und Eidotter findet. Ein eben befruchtetes Ei besitzt

dagegen schon eine deutlich sichtbare Chorionhöhle, die mit einer wässrigen Flüssigkeit angefüllt ist. Ferner beobachtet man auf Stadium 1 (Naef) eine feine Membran, die der Innenseite des Chorions anliegt. Dieses Häutchen fehlt dem Ovarialei.

Wie kann das Auftreten dieser inneren Membran erklärt werden ?

Von verschiedenen Forschern (vergl. Loeb 1908) wird betont, dass der Eidotter bei der Befruchtung kolloidale Substanzen ausscheidet. Meine Ansicht geht nun dahin, dass bei *Loligo* solche gelöste kolloidale Stoffe (ev. zusammen mit Elektrolyten) Meerwasser a n s a u g e n. Durch die so entstehende Druckwirkung wird ein Abheben der Oberflächenlamelle des Ovarialeies bewirkt und diese eng an das Chorion angepresst.

Bei allen Permeabilitätsuntersuchungen des Eies wurde ein Abheben dieser inneren Membran vom Chorion nie beobachtet. Sie wird deshalb in den folgenden Untersuchungen, als vom selben Permeabilitätsgrad wie das Chorion, vernachlässigt.

Eine innere Membran tritt sowohl bei Sepiolinen wie bei *Loligo* auf. Auch Hertling (1928) hat bei *Lacuna* ein inneres Häutchen unterschieden und angenommen, dass dies die vom Embryo selbst abgeschiedene p r i m ä r e E i h ü l l e ist. Die perivitelline Flüssigkeit von *Loligo* ist, wie dies von Brooks (1880) für *Loligo pealii* schon angegeben wird, eiweisshaltig, was von mir mit Hilfe des Millon'schen Reagenz auf Stadium 10 festgestellt wurde. Als Ernährung für den Embryo spielt sie aber wegen der geringen Quantität sicher keine Rolle. Sie stützt aber die Ansicht, dass das Ei bei der Befruchtung kolloidale Substanzen ausscheidet.

Eiweisskörper wurden auch in der perivitellinen Flüssigkeit von *Salmo trutta* festgestellt (P. Svetlov 1929).

b) *Das Wachstum des perivitellinen Raumes in abgeändertem Aussenmedium.*

Backman und Runnström (1912) haben bei *Rana* gezeigt, und dies wurde von Bialascewicz (1912) nachgeprüft, dass die perivitelline Flüssigkeit durch das Chorion nicht diffundierende, gelöste, osmotische Substanzen enthält, wodurch zwischen ihr und dem umgebenden Medium ein Druckgefälle entsteht, was durch die elastisch gespannte Eihülle zum Ausdruck kommt.

Voss (1926) hat diese Ansicht in einer Formel zusammengefasst, die besagt:

« Die Grösse der Chorionhöhle (Vch) ist eine Funktion der osmotischen Druckdifferenz zwischen ihrem Inhalt und dem Aussenmedium, unter der Voraussetzung, dass das Chorion semipermeabel ist. Also $Vch = f(\Delta_2 - \Delta_3)$. »[1]

Dabei versteht Voss unter Δ_2 die Gefrierpunktserniedrigung der Chorionflüssigkeit und unter Δ_3 den osmotischen Druck des Aussenmediums.

In dieser Form ist die Formel aber nicht völlig korrekt, da das Volumen der Chorionhöhle (perivitelliner Raum) auch vom Embryo abhängig ist. Wir ersetzen deshalb die obige Formel durch

$$V_{Ei} = f(\Delta_0 - \Delta_3),$$

wobei V_{Ei} das Volumen des Eies, Δ_0 die Gefrierpunktsdepression des Eies und Δ_3 diejenige des Aussenmediums bedeutet. Aus den Untersuchungen von Voss ergibt sich übrigens, dass seine Versuche mit *Rana*-Eiern eigentlich auf dieser Formel basieren.

Prüfen wir die Formel in Hinblick auf *Loligo* nach.

Voss setzt ein semipermeables Chorion voraus. Dies trifft bei *Loligo* nur teilweise zu. Neben Wasser dringen Neutralrot, Lichtgrün, Crésilblau leicht durch das Chorion ein. Auch Salzlösungen, spez. in der Konzentration des Meerwassers, sowie Fixationsmittel (Formol) dringen rasch durch die Eihülle und schädigen den Embryo. Wäre das Chorion streng semipermeabel, so könnte der Embryo seine zum Aufbau nötigen mineralischen Stoffe gar nicht aus dem Meerwasser beziehen. Dass das Chorion aber nicht für alle Stoffe permeabel ist, dafür spricht der Zuwachs der pervitellinen Flüssigkeit im Laufe der Entwicklung. Wir müssen annehmen, dass wenigstens ein Teil der in der Chorionflüssigkeit enthaltenen Elektrolyte und Eiweisskörper nicht durch die Eihülle austreten können, sondern die Fähigkeit haben, Meerwasser anzusaugen und im Ei festzuhalten.

Trotzdem also die Voraussetzung für die Anwendung obiger Formel nur in sehr beschränktem Masse gilt, behält sie, wie im Folgenden gezeigt wird, sowohl bei *Loligo*, wie auch bei *Sepiola*, ihre Gültigkeit bei[2].

---

[1] Mit Δ wird der absolute Wert der Gefrierpunktsdepression in Celsiusgrad bezeichnet.

[2] Nach den Untersuchungen von Mc Clendon (1915) ist bei *Rana* das Chorion zuerst permeabel und wird dann im Laufe der Entwicklung semipermeabel.

Da die Gallerthüllen keinen Schutz gegen osmotische Druckveränderungen des Aussenmediums darstellen, wurden die Eier vor der Untersuchung stets herauspräpariert. Dies hat den grossen Vorteil, dass die Achsen mit dem Okularmikrometer leicht genau gemessen werden können. Die Eier wurden in den meisten Versuchen 10 Minuten in abgeändertem Meerwasser belassen, da in dieser Zeit die osmotische Verschiedenheit voll zur Auswirkung gelangt. Bei längerem Belassen kann ein Ausgleich zwischen Ei und Aussenmedium stattfinden. Auch wird die Eihülle dabei oft deformiert, oder der Embryo stirbt ab.

1. *Versuche mit destilliertem Wasser.* — In destilliertem Wasser muss, soll die Formel in unserem Falle zutreffen, V_{Ei} ein Maximum sein. Tabelle XXIII stellt die Zunahme der Achsengrössen in destilliertem Wasser dar.

Tabelle XXIII *a*: *Zunahme der Achsengrössen von Loligo-Eiern in destilliertem Wasser.*

Stadium	Ursprüngliche Achsengrösse mm	Achsengrösse nach 10 Min. mm	Zunahme der Achsengrössen (Summe der Achsenlängen) mm	Zunahme der Achsengrössen in % der ursprüngl. Länge
2	2,28×1,59	2,55×1,59	0,27	6,9
4	2,82×2,52	3,00×2,70	0,36	6,7
6	2,88×2,52	3,12×2,58	0,30	5,5
11	4,08×3,54	4,32×3,90	0,60	7,8
13	3,66×3,60	4,26×3,84	0,84	11,5
13	3,06×3,48	3,72×3,30	0,48	7,3
16	3,84×3,30	4,20×3,66	0,72	10,0
20	5,28×4,98	5,70×5,46	0,90	8,77
22	5,52×5,40	6,00×5,82	0,90	8,2

Die prozentuale Zunahme beträgt bei *Loligo* (abgesehen von individuellen Schwankungen einzelner Eier) ca. 8 %, bei *Sepietta* durchschnittlich 15 %. Dass sich die *Sepietta*-Eier, obgleich ihre Saugkraft so gross ist, normalerweise nicht bedeutend stärker vergrössern als *Loligo*-Eier, spricht für den starken Widerstand ihres Chorions. Bei *Loligo* sprechen die erhaltenen Prozentual-

TABELLE XXIII *b*: *Zunahme der Achsengrössen von Sepietta-Eiern in destilliertem Wasser.*

Stadium	Ursprüngliche Achsengrösse	Achsengrösse nach 10 Min.	Zunahme der Achsengrösse (Summe der Achsenlängen) mm	%-uale Zunahme
8	2,64×2,34	2,82×2,52	0,36	7,2
12	2,76×2,52	3,06×2,94	0,72	13,6
15	2,88×2,46	3,24×3,00	0,90	16,8
17	2,64×2,58	3,36×3,18	1,32	25,2
22	3,90×3,30	4,38×3,90	1,08	15,0

zahlen, die sich untereinander nur w e n i g unterscheiden, dafür, dass sich der osmotische Druck des Eies während der Embryonalentwicklung n u r w e n i g oder ü b e r h a u p t n i c h t ändert. Dies wage ich bei den Eiern von *Sepietta*, die doch beträchtliche Unterschiede im Zuwachs der Achsen zeigen, auf Grund dieser Zahlen nicht zu behaupten.

2. *Versuche mit hypotonischem Wasser.* — Der osmotische Druck des Aussenmediums Δ_0 wurde nun verstärkt, indem dem destillierten Wasser Seewasser zugesetzt wurde. Es wurden dazu *Loligo*-Eier, die sich auf Stadium 4 befanden, verwendet. Wie rasch dabei die Achsenvergrösserung und damit auch das Volumen V_{Ei} abnehmen, zeigt Tabelle XXIV.

TABELLE XXIV: *Loligo-Eier in hypotonischem Wasser (Stad. 4).*

Salzgehalt	Δ_3 (Tabulae biologicae)	Ursprüngl. Volumen mm	Vol. nach 10 Min.	Zunahme d. Achsengr. mm	Zunahme in %
8,75 ‰	0,466°C	2,58×2,49	2,79×2,58	0,30	5,9
17,5 ‰	0,937°C	2,70×2,49	2,70×2,55	0,06	1,1
28 ‰	1,52 °C	2,55×2,52	2,58×2,52	0,03	0,6
31,5 ‰	1,71°C	2,73×2,43	2,76×2,46	0,06	1,2

Besonders stark ist die Abnahme zwischen 8,75 und 17,5 ‰ Salzgehalt, um später praktisch konstant zu bleiben.

3. *Versuche mit hypertonischem Wasser.* — Soll die oben aufgestellte Formel $V_{Ei} = f(\Delta_0 - \Delta_3)$ bei *Loligo-* resp. *Sepietta*-Eiern gelten, so muss sich das Ei in hypertonischem Wasser verkleinern, i. e. die perivitelline Flüssigkeit muss teilweise durch das Chorion hinausdiffundieren. Um Δ_3 zu verstärken, wurde Meerwasser durch Verdampfen auf 7 % konzentriert, sodass Δ_3 ca. 4,00° C war. Bei allen Versuchen zeigte sich auch tatsächlich eine Abnahme der Achsenlänge (Tab. XXV). Sie ist bei *Loligo* in

Tabelle XXV *a*: *Loligo-Eier in Wasser von 7% Salzgehalt.*

Stadium	Ursprüngliche Achsengrössen mm	Achsengrössen nach 10 Min. mm	Abnahme der Achsenlängen mm	Abnahme in %
2	2,31×1,71	2,25×1,71	0,06	1,5
3	2,43×1,80	2,37×1,80	0,06	1,4
4	2,73×2,52	2,43×2,40	0,42	8,0
6	3,00×2,40	2,58×2,52	0,30	5,5
9	3,18×2,94	3,12×2,76	0,24	3,9
11	3,60×3,24	3,48×3,00	0,36	5,3
14	3,96×3,54	3,78×3,42	0,30	4,0
16	4,62×4,56	4,62×4,20	0,36	3,9
21	4,50×4,50	4,44×4,14	0,42	4,7

Tabelle XXV *b*: *Sepietta-Eier in Wasser von 7% Salzgehalt.*

Stadium	Ursprüngliche Achsengrössen mm	Achsengrössen nach 10 Min. mm	Abnahme der Achsenlängen mm	Abnahme in %
8	2,55×2,28	2,40×2,25	0,18	3,7
11	3,60×3,00	3,30×3,00	0,30	4,5
12	2,52×2,40	2,40×2,40	0,12	2,4
15	2,82×2,58	2,64×2,40	0,36	6,7
22	3,42×3,00	3,12×3,00	0,30	4,7

den allerersten Entwicklungsstadien sehr gering (1,4 %), was die Annahme, dass die auf diesem Stadium hauptsächlich vorhandenen Eiweisstoffe nicht durch das Chorion austreten können, bestätigt. Die prozentuale Abnahme bleibt von Stadium 4 an praktisch konstant, was wiederum einen wenig variablen osmotischen Druck im Ei während der ganzen Embryonalentwicklung vermuten lässt. Aber auch bei *Sepietta* sind die Schwankungen nicht gross, sodass diese Annahme vielleicht auch hier gilt. Nach den Versuchen mit destilliertem Wasser wäre zu erwarten gewesen, dass die Abnahme des Volumens bei Eiern von *Sepietta* geringer wäre als bei *Loligo*. Möglicherweise sind die Membranteilchen des Chorions bei *Sepietta* lockerer als bei *Loligo* und lassen deshalb die perivitelline Flüssigkeit ungehinderter austreten.

4. *Versuche mit reinen Salzlösungen.* — Zur Ergänzung seien noch einige Versuche mit reinen Salzlösungen angeführt. Es wurde streng darauf geachtet, dass die verwendeten Salze chemisch rein waren. Das Kristallwasser wurde durch Erhitzen im Trockenschrank entfernt. Mit Hilfe einiger NaCl-Lösungen wurde versucht, die Grösse von Δ_0 angenähert zu bestimmen. Nach den Angaben von Tabelle XXVI sehen wir, dass die Volumzunahme bei einer 4%-igen NaCl-Lösung zu O wird, Δ_0 darnach also ca. 2,28° C ist (auf Stadium 8).

Tabelle XXVI: *Loligo-Eier (Stadium 8) in NaCl-lösungen von verschiedener Konzentration.*

Konzentration Na Cl	Achsengrössen ursprünglich mm	Achsengrössen nach 10 Min. mm	Zunahme der Achsenlängen mm	%-uale Zunahme der Achsenlängen
1%	2,94×2,70	3,06×2,70	+0,12	2,12
2%	2,88×2,58	2,94×2,64	+0,12	2,2
3%	2,52×2,88	3,06×2,64	+0,30	5,5
4%	3,00×2,70	3,00×2,70	0	0
5%	3,00×2,64	2,94×2,58	—0,12	—2,1

Aus Tabelle XXVI sehen wir deutlich, wie schon eine 1%-ige NaCl-Lösung auf die Dehnung des Chorions hemmend wirkt. In

destilliertem Wasser fanden wir eine Zunahme der Achsenlängen von 7–8 %, hier nur eine solche von 2,12 %.

Wie sich die Eivergrösserung in 3,7%-igen Chloridlösungen verhält, ist in Tabelle XXVII dargestellt. Einzig NH_4Cl, das nach der Grösse der Gefrierpunktsdepression eine Verkleinerung des Volumens bewirken sollte, passt nicht zu den bisherigen Ergebnissen. Doch stimmt diese Tatsache mit der in der Kolloidchemie bekannten, stark dehnungsfördernden Wirkung des Ammoniumchlorides überein (vergl. HERTLING 1928), und ich erhielt bei zahlreichen weiteren Versuchen mit NH_4Cl stets eine starke Vergrösserung des Eivolumens.

TABELLE XXVII: *Loligo-Eier in 3,7%-igen Chloridlösungen.*

Stadium	Lösung	Δ nach I. HAMBURGER berechnet	Ursprüngliche Achsenlängen	Achsenlängen nach 60 Min.	Zunahme der Achsengrössen	Zunahme in %
13	NaCl	2,1°C	3,84×3,48	3,90×3,48	+0,06	0,8
13	KCl	1,63°C	4,02×3,48	4,02×3,60	+0,12	1,6
11	NH_4Cl	2,27°C	3,72×3,48	3,72×3,66	+0,18	2,5
11	$CaCl_2$	1,5°C	4,02×3,48	4,02×3,54	+0,06	0,8
11	LiCl	2,6°C	3,90×3,30	3,84×3,30	—0,06	—0,8

Fassen wir die in abgeändertem Aussenmedium gemachten Beobachtungen zusammen, so sehen wir, dass (mit Ausnahme von NH_4Cl) die für *Rana* geltende Formel $V_{Ei} = f(\Delta_0 - \Delta_3)$ auch für *Loligo* und *Sepietta* gilt, dass diese Eier also ein «biologisches Osmometer» darstellen. Ferner geht aus den gemachten Versuchen mit hoher Wahrscheinlichkeit hervor, dass sich die Gefrierpunktsdepression der Eier von *Loligo* und ev. auch von *Sepietta* während der ganzen Embryonalentwicklung wenig oder überhaupt nicht ändert.

c) *Die Bedeutung der Embryonen beim Wachstum der Eimasse.*

Damit eine Volumvergrösserung der Eier stattfindet, muss also der osmotische Druck der perivitellinen Flüssigkeit etwas grösser

sein als derjenige des Meerwassers. Woher stammen nun die osmotisch aktiven Substanzen, die diese Hypertonizität des Perivitellins bewirken ?

Bei *Rana* wird angenommen, dass sie aus dem Embryo stammen (Bialaszewicz 1912, p. 513), und auch bei *Loligo* scheint mir dies unbedingt der Fall zu sein. Ranzi (1932, p. 278 ff) hat gezeigt, dass bei allen bis jetzt untersuchten Fällen von Embryonalwachstum, spez. auch bei *Sepia*, am Anfang der Entwicklung eine prozentuale Abnahme, später eine prozentuale Zunahme der Aschensubstanz erfolgt. Ranzi erklärt sich die Abnahme des Aschenprozentuals in den früheren Stadien: 1. durch den Uebergang in Lösung von Salzen, die früher nicht osmotisch tätig waren, und 2. durch Wasserinhibition der embryonalen Kolloide. Dabei nimmt der osmotische Druck im Embryo nicht ab. Damit wird die Herkunft osmotisch aktiver Substanzen spez. in frühe ren Stadien erklärt; dass aber auch in späteren Stadien Elektrolyte durch den Embryo abgegeben werden, ist sehr wahrscheinlich.

Fernerhin ist anzunehmen, dass durch den Embryo im Laufe der Entwicklung auch Eiweisskörper ausgeschieden werden, die die Fähigkeit haben, Meerwasser anzusaugen. Dafür spricht neben der positiven Reaktion des Millon'schen Reagenz auch das Auftreten kleiner brauner Körperchen in der perivitellinen Flüssigkeit, deren Zahl im Laufe der Entwicklung gewaltig zunimmt.

Neben dieser Abgabe von Elektrolyten in die perivitelline Flüssigkeit spielt aber sicher die Atmung des Embryos eine Hauptrolle bei der Steigerung des osmotischen Druckes. Wie wir unter A (Teil III) sehen, ist eine günstige Wasserströmung für die normale Gewichtszunahme der Laichgallerte unerlässlich. Die Zunahme des Gewichtes geht nun, wie wir in Teil II zeigten, parallel mit der Wasseraufnahme. Ist also die Oberflächenströmung ungünstig, so bleibt die Menge der perivitellinen Flüssigkeit klein. Da die Wasserströmung und damit verbunden die Sauerstoffzufuhr einzig und allein dem Embryo zugute kommt, so ist er es, der die Zunahme der Chorionflüssigkeit bewirkt. Die Annahme, dass gerade die Aktivität des Embryos, spez. die Atmung, die Volumvergrösserung der Eier beeinflusst, wird durch die Beobachtung verstärkt, dass Eier mit abgestorbenen Embryonen ihr Volumen in normalem Meerwasser nicht vergrössern.

Allerdings sistiert bei diesen auch die Abgabe von Elektrolyten in den perivitellinen Raum.

Backman, Sundberg und Jansson (1914) studierten den Effekt der O-Zufuhr auf den osmotischen Druck der Frosch-Eier und stellten fest, dass die Entwicklung in reinem Sauerstoff zu einer Verstärkung des osmotischen Druckes, und umgekehrt O-Mangel zu einer Herabsetzung dieses Druckes im Ei führt. Auch Hertling (1928, p. 82) hebt bei *Lacuna divaricata* die Wichtigkeit der Atmung für die Volumvergrösserung der Eier hervor, wenn er schreibt: «Bei den oberflächlich gelegenen Eiern wird sicher die intensivere Berührung von frischem, mit Sauerstoff und Salzen beladenem Wasser den Stoffwechsel und die Entwicklung des Embryos fördern und somit auf die hiermit zusammenhängende kräftigere und schnellere Dehnung der Eihülle von Einfluss sein. Man kann sich vorstellen, dass es gerade die Kohlensäure ist, welche den Druck in den Eiweisslösungen (i. e. in der perivitellinen Flüssigkeit) besonders stark positiv beeinflusst und damit die normale Dehnung bewirkt, während die antagonistisch wirkenden Salze des Meerwassers einer allzu starken Drucksteigerung entgegenarbeiten.»

Durch eine allzu starke oder eine allzu geringe O-Zufuhr wird die Aktivität der *Loligo*-Embryonen sicher gestört, und der Embryo kann nicht mehr genügend osmotisch wirksame Stoffe in die perivitelline Flüssigkeit abgeben, sodass die Volumvergrösserung der Eier sistiert.

Um Schlüsse über die Aktivität der Embryonen ziehen zu können, wurde die Minimalzeit für das Auftreten von Vitalfarben im Embryo benützt. Dazu eignete sich eine Neutralrot-Lösung (1/50 000) am besten.

Die Farbe wurde in frühern Stadien mit blossem Auge im Dotter, in späteren Entwicklungsstadien mit Hilfe des Mikroskopes in den Vakuolen der Mantelzellen des Embryos festgestellt. Werden die Eier aus Laichgelegen, die sich in günstiger Wasserströmung befanden, herauspräpariert und in Neutralrot-Lösung eingelegt, so tritt die Farbe schon nach 3 Minuten im Embryo auf. Dabei ist es gleichgültig, auf welchem Entwicklungsstadium sich dieser befindet.

Es wurden nun eine grosse Anzahl von Eiern aus einer Laichpatrone herausgelöst und in einem Gefäss mit täglicher Wassererneuerung gehalten. In gewissen Zeitabständen wurden einige

dieser so herauspräparierten Eier in Neutralrot-Lösung eingelegt und die Minimalzeit des Auftretens der Farbe im Embryo bestimmt. Es ergaben sich die Zahlen von Tabelle XXVIII.

Wir sehen aus Tabelle XXVIII, dass die Durchtrittszeit konstant wächst. Auch werden die Bewegungen der Embryonen in den herausgelösten Eiern schon nach kurzer Zeit bedeutend schwächer.

Wenn wir die Zeit des Auftretens der Vitalfarbe im Embryo als Masstab für seine Lebensaktivität (Abgabe von Elektrolyten, Atmung) annehmen, so ergibt sich unter den beschriebenen Bedingungen eine zunehmende Herabsetzung der Aktivität. Wie wir

Tabelle XXVIII: *(Versuchsanordnung siehe Text).*

Zeit, die seit dem Herauspräparieren des Eies verflossen	Minimalzeit der Farbdurchtritts (Temp. 23° C.)
1 Min.	3 Min.
12 Std.	13 Min.
24 Std.	17 Min.
72 Std.	22 Min.
96 Std.	25 Min.

aus früheren Versuchen (p. 642) mit herauspräparierten Eiern, die in Gefässen mit täglicher Wassererneuerung gehalten wurden, wissen, nimmt das Volumen solcher Eier nur sehr wenig zu. Parallel mit der zunehmenden «Passivität» der Embryonen geht also eine fast völlige Volumkonstanz der Eier.

Aber nicht nur in ungünstigen Milieuverhältnissen, sondern auch in niedrigen Temperaturen braucht Neutralrot-Lösung zum Durchtritt viel länger. Aber auch hier vergrössert sich das Eivolumen nur sehr langsam, und wegen der herabgesetzten Lebensaktivität der Embryonen ist die Entwicklungsdauer verlängert. So beobachtete ich, dass bei einer Temperatur von 14° C Neutralrot beim herauspräparierten Ei zum Durchtritt 20 Minuten braucht [1]. Wird

[1] Dabei ist zu beachten, dass eine Erniedrigung der Temperatur auch eine schwache Herabsetzung der Permeabilität des Chorions bewirkt. Möglicherweise wird auch der osmotische Druck der Embryonen durch die Temperatur beeinflusst, wie dies von Backman (1914) bei Embryonen von *Rana temporaria* gezeigt wurde.

eine intakte Laichgallerte in Neutralrot-Lösung eingelegt, so braucht die Farbe bei 23° C zum Durchtritt 25 Minuten, bei 14° C minimal 120 Minuten.

Wir sehen daraus, dass die Hüllen ein allzu rasches Vordringen des Seewassers mit seinen Salzen verhindern.

Zusammenfassend ergibt sich also, dass die vorhandenen osmotisch aktiven Stoffe in der perivitellinen Flüssigkeit vom Embryo stammen, und zwar sind es einesteils Elektrolyte und Eiweisskörper, andernteils höchst wahrscheinlich gasförmige Stoffe (CO_2), die nur bei günstiger O-Zufuhr und bei Belassung der Eier in ihren Hüllen normal zur Auswirkung gelangen.

d) *Die osmotischen Systeme der Eier von Loligo und Sepietta.*

Wir haben im Laich von *Loligo* und *Sepietta*, gleich wie bei *Rana*-Eiern (vergl. Voss 1926, p. 248), drei Komponenten des osmotischen Druckes zu berücksichtigen:

1. den Embryo mit dem osmotischen Druck Δ_1 [1];
2. die perivitelline Flüssigkeit mit dem osmotischen Druck Δ_2;
3. das Seewasser mit dem Druck Δ_3, da die Hüllen als osmotisch unwirksam vernachlässigt werden.

Dabei sind die Ektodermzellen des Embryos die Grenzfläche zwischen ihm und der Chorionflüssigkeit, eine normalerweise für Salze permeable Membran, und auch das Chorion, das zwischen Seewasser und perivitelliner Flüssigkeit tritt, lässt Salze eindringen.

Da wir ein Wachstum der Eier und Embryonen von *Loligo* und *Sepietta* im Laufe der Embryonalentwicklung beobachten können, müssen wir annehmen, dass zwischen Δ_1, Δ_2 und Δ_3 die Ungleichung besteht: $\Delta_1 > \Delta_2 > \Delta_3$.

1. Den osmotischen Druck des Meerwassers können wir als Konstante (in derselben Gegend) auffassen. In Banyuls-sur-mer bestimmte ich den Salzgehalt mit dem Araeometer zu 35 $^0/_{00}$, in Neapel zu 39 $^0/_{00}$, was einem Δ von 1,91° C resp. 2,14° C entspricht. In Neapel wurde Δ_3 von verschiedenen Forschern bestimmt und durchschnittlich 2,2° C erhalten (Ranzi 1929).

[1] Die osmotische Komponente zwischen Dotter und Keim wird vernachlässigt.

2. Bei *Rana* wurde von Backman und Rumström gezeigt, dass der osmotische Druck des reifen Ovarialeies von $\Delta = 0{,}48°$ C auf $\Delta = 0{,}045°$ C beim befruchteten Ei sinkt, um dann im Laufe der Entwicklung wieder anzusteigen. Da die meisten wirbellosen Meeresorganismen poikilosmotisch sind, besteht hier ein tiefgreifender Unterschied zwischen den decapoden Cephalopoden und *Rana*. Durch Dakin und Edmonds wurde in neuerer Zeit (1931) allerdings gezeigt, dass die Homoiosmotizität bei Meerestieren weiter verbreitet ist, als vermutet wird. Doch schreibt Schlieper (1930), dass für stenohaline Wirbellose des Meeres, i. e. für solche, die nur geringe Schwankungen des Salzgehaltes ertragen können, die Gesetze der Poikilosmotizität annähernde Gültigkeit besitzen. Von mir wurde festgestellt, dass eben ausgeschlüpfte *Loligo*-Embryonen nur zwischen $28\,^0/_{00}$ und $42\,^0/_{00}$ Salzgehalt lebensfähig sind.

Bottazzi (1906) bestimmte die Gefrierpunktsdepression des Blutes von *Octopus vulgaris* zu 2,29–2,295° C, und wir können wohl annehmen, dass die Erniedrigung bei *Loligo* und *Sepietta* etwa von der gleichen Grösse ist (d. h. $\Delta_1 = 2{,}29$). Meine Beobachtungen sprechen nun dafür, dass der osmotische Druck bei diesen beiden Formen während der ganzen Embryonalentwicklung konstant ist. Die während der Embryonalentwicklung aufgenommenen mineralischen Bestandteile brauchen sich nicht in einer Erhöhung des osmotischen Druckes im Embryo auszuwirken, da neben Salzen auch Wasser eingelagert wird. Da meine an *Loligo* gewonnenen Aschengewichte wegen der äusserst geringen Quantität sicher mit einem prozentual grösseren Fehler behaftet sind als die grösseren Mengen bei *Sepia* (Ranzi 1930), berechnete ich aus den Zahlen von Ranzi die Gefrierpunktsdepression der aufgenommenen Bestandteile (61,25 mg Wasser und 2,5 mg Salze) zu 2,19° C, was dem angenommenen Werte von Δ_1 weitgehend entspricht.

Auch würde, wenn Δ des Embryos im Laufe der Entwicklung anstiege, das Embryonalgewebe beim Schlüpfen zum Meerwasser hypertonisch sein; denn damit eine Volumvergrösserung von Ei und Embryo zustande kommt, muss Δ_1 schon am Anfang der Entwicklung grösser als Δ_3 sein. Die Annahme, dass die Embryonen beim Schlüpfen zum Meerwasser deutlich hypertonisch sind, steht aber zur Poikilosmotizität der Tiere im Wider-

spruch. Eher wäre an eine Abnahme von Δ_1 während der Entwicklung zu denken. Dann müsste aber der Embryo am Anfang der Entwicklung einen grösseren osmotischen Druck besitzen als das Blut des Muttertieres ihn hat, was durchaus nicht angenommen werden kann. Die Ausscheidung des ursprünglichen Perivitellins durch den Embryo, die sich, wie angenommen wird, unmittelbar nach der Befruchtung vollzieht, führt hier also nicht, wie dies bei *Rana* angenommen wird, zur Druckherabsetzung des befruchteten Eies, sondern besitzt den gleichen osmotischen Druck wie der Eidotter.

Es verhält sich der *Loligo*-Embryo in osmotischer Hinsicht also gleich wie *Salmo trutta*, dessen osmotischer Druck während der ganzen Entwicklung konstant ist (*Salmo* $\Delta = 0{,}50°$ C, nach Svetlov 1929). Doch haben wir es dort mit aktiver Osmoregulation des Embryos zu tun, da nur Wasser und keine Elektrolyte von ihm aufgenommen werden.

Um allerdings für Δ_1 bei *Loligo* und *Sepietta* eine exakte Zahl angeben zu können, sind unbedingt genaue Gefrierpunktsbestimmungen notwendig.

3. Sicher wäre, da die perivitelline Flüssigkeit durch Einlagerung von Meerwasser wächst, $\Delta_2 = \Delta_3$, wenn nicht vom Embryo aus ständig osmotische Stoffe in sie ausgeschieden würden. Dank dieser Konzentrationsverstärkung ist die perivitelline Flüssigkeit befähigt, Meerwasser anzusaugen.

Die Grösse von Δ_2 wird durch die Ungleichung $\Delta_1 > \Delta_2 > \Delta_3$ zwischen zwei feste Schranken eingeschlossen (ca. 2,1 und 2,29). Es ist sehr wahrscheinlich, dass Δ_2 nicht konstant bleibt, sondern je nach der Aktivität des Embryos (spez. der Abgabe von Elektrolyten) kleineren Schwankungen unterworfen ist.

Es sei an dieser Stelle nochmals an die Versuche mit herauspräparierten Eiern (p. 642), die in Gefässen mit täglicher Wassererneuerung gehalten wurden, erinnert. Da die Lebensaktivität der Embryonen unter diesen Bedingungen herabgesetzt ist, werden wahrscheinlich keine Elektrolyte mehr in den perivitellinen Raum abgeschieden, und die Volumvergrösserung der Eier sistiert. Der Embryo hat aber noch die Möglichkeit, die vorhandene perivitelline Flüssigkeit restlos in sich aufzunehmen. Ein Ansaugen von Meerwasser gelingt ihm aber nicht mehr, da nach der Einlagerung

der Chorionflüssigkeit seine Saugkraft zu gering ist, um eine Dehnung des Chorions zu bewirken. Der Embryo muss daher an Platz- resp. Nahrungsmangel zugrunde gehen.

Bei der Bachforelle fand SVETLOV einen konstanten osmotischen Druck der perivitellinen Flüssigkeit von 0,02° C.

4. Der osmotische Druck des Eies Δ_0 setzt sich zusammen aus den Gefrierpunktsdepressionen Δ_1 und Δ_2. Dabei spielt am Anfang der Entwicklung der osmotische Druck des Embryos die Hauptrolle, während später die perivitelline Flüssigkeit den osmotischen Druck des Eies entscheidend beeinflusst. Aus theoretischen Erwägungen heraus müsste also, da $\Delta_1 > \Delta_2$ ist, der osmotische Druck des Eies im Laufe der Entwicklung schwach abnehmen (etwa von 2,29° C auf 2,25° C). Die Saugkraftbestimmungen ergaben einen praktisch konstanten Wert von Δ_0, der bei *Loligo*-Eiern (Stad. 8) zu 2,28° C bestimmt wurde (p. 651). Daraus geht mit aller Deutlichkeit hervor, dass kein Anstieg des osmotischen Druckes im Ei im Laufe der Embryonalentwicklung erfolgt. Es besteht aber die Möglichkeit einer, wenn auch nur sehr geringen Abnahme von Δ_0 während der Entwicklung.

Auch SVETLOV (1929) fand bei Forellen-Eiern eine Abnahme des Δ von 0,468° C (nach Befruchtung) auf 0,425° C (am 29. Tage der Entwicklung).

C. Die Bedeutung der perivitellinen Flüssigkeit.

Wenn wir uns zum Schlusse dieses Teiles nach der Bedeutung der perivitellinen Flüssigkeit und ihrer Volumzunahme im Laufe der Entwicklung fragen, so scheinen mir drei Punkte besonders wichtig:

1. Die perivitelline Flüssigkeit schützt den Embryo während seiner Entwicklung vor dem besonders in frühen Entwicklungsstadien stark toxisch wirkenden Meerwasser. So sterben *Loligo*-Embryonen, die auf Stadium 13 auf dem Ei herauspräpariert und ins Meerwasser gebracht werden, schon nach 15 Minuten, auf Stadium 16 herauspräparierte nach 9 Stunden und auf Stadium 19 herauspräparierte nach 24 Stunden. RANZI (1931, p. 134)

nimmt an, dass eine Menge der Ausscheidungsstoffe des embryonalen Ektoderms nötig ist, um die Zusammensetzung der perivitellinen Flüssigkeit mit dem Stoffwechsel des Embryos verträglich zu erhalten.

Naef (1928, p. 333) bemerkt, dass vom Embryo ein Reizstoff in die Chorionflüssigkeit abgegeben wird, der den Lidverschluss der Augen hervorruft. Im Meerwasser würde das Primärlid geöffnet bleiben.

Dass die perivitelline Flüssigkeit Unterschiede gegenüber dem Seewasser aufweist, ist schon früher betont worden. Ich erwähne nochmals das grössere spezifische Gewicht (1,07), die vorhandenen Eiweisskörper und füge hinzu, dass auch das pH auf Stadium 20 geringer ist als dasjenige des Seewassers. Mit Kresolrot als Indikator wurde das pH des Meerwassers in Banyuls-sur-Mer zu 8,2, das der perivitellinen Flüssigkeit zu 7,2 bestimmt.

2. Durch die Vergrösserung der perivitellinen Flüssigkeit mittels Seewasser ist der Embryo in der Lage, Salze aus ihr aufzunehmen.

3. Die Zunahme der Chorionflüssigkeit hat die Dehnung der Eihülle zur Folge. Würde diese nicht stattfinden, so müsste der Embryo an Platzmangel zugrunde gehen, wie dies Versuche bestätigen.

IV. TEIL.

Zum Schlüpfvorgang der Embryonen von *Loligo vulgaris*.

Anlässlich der Versuche von *Loligo*-Eiern, die in Meerwasser von abgeändertem Salzgehalt und spez. in destilliertes Wasser eingelegt wurden, hatte ich die Gelegenheit, den Schlüpfvorgang der Embryonen von *Loligo* zu beobachten. Da bis dahin eine direkte Beobachtung des Schlüpfprozesses in der Literatur noch nicht beschrieben wurde, soll im Folgenden über das von mir Gesehene berichtet werden.

Needham (1931, p. 1595 ff) unterscheidet drei Schlüpfmechanismen:

1. Schlüpfenzyme,
2. osmotisches Schlüpfen, und
3. Schlüpfen durch mechanische Tätigkeit.

Bei den decapoden Cephalopoden haben Wintrebert (1928) und Yung Ko Ching (1930) angenommen, dass Enzyme, die vom Hoyle'schen Organ und vom embryonalen Ectoderm ausgeschieden werden, die Eihülle verdauen. Ranzi (1931) nimmt bei *Sepia officinalis* an, dass auch die Sekretion des vorderen Ektoderms allein fähig ist, wenigstens die innerste Eihülle (Chorion) zu verdauen. Wir werden später auf diese Versuche zurückkommen.

Normalerweise verlassen die Embryonen von *Loligo* die Eihüllen, wenn der äussere Dottersack fast völlig in das Innere der Embryonen aufgenommen worden ist. Die künstliche (i. e. im Aquarium) aufgezogenen Laiche entlassen die Larven in der Regel etwas zu früh. Da die Embryonen derselben Laichpatrone sich nie auf dem gleichen vorgerückten Entwicklungsstadium befinden, erstreckt sich der Schlüpfakt pro Eipatrone auf eine grössere Zeitspanne (ca. 1 Tag). Ein direktes Beobachten des Ausschlüpfens ist deshalb ein Zufall, und so musste der Schlüpfvorgang künstlich provoziert werden.

Im Folgenden sollen einige Versuche, die mit sorgfältig aus den Gallerthüllen herauspräparierten Eiern angestellt wurden, beschrieben werden.

1. Versuch. — Fünf Eier mit schlüpfbereiten Embryonen wurden in destilliertes Wasser eingelegt. Nach 2 Minuten begannen die Embryonen sehr unruhig zu werden und kreisten aufgeregt in der perivitellinen Flüssigkeit hin und her. Nach einer weiteren Minute rückten 2 Embryonen mit dem hinteren Körperteil voran rasch gegen das Chorion und durchbohrten mühelos die Eiwand. Die 3 übrigen Embryonen verblieben im Ei und ihre Chromatophoren dehnten sich, infolge der Giftwirkung des destillierten Wassers, nach 4½ Minuten (vom Versuchsbeginn an) aus und zeigten eine rote Färbung. Die Rötung zeigte sich zuerst beim Hoyle'schen Organ, dann an den Armen, und in kurzer Zeit (1,5 Minuten) war der ganze Körper mit den weit gedehnten roten Chromatophoren bedeckt. 8 Minuten nach Versuchsbeginn wurden die Embryonen opak und regungslos und konnten nicht ausschlüpfen.

In der letzten Minute gestaltete sich der eigentliche Schlüpfvorgang der oben beschriebenen Embryonen folgendermassen:

Der während kurzer Zeit völlig ruhige und ausgestreckte Embryo, dessen Arme die Eihülle schwach berührten, zuckte mehrmals rasch zusammen. Während dieses Vorganges trat die Hoyle-Drüse papillenförmig vor; der Körper rückte der Schalenwand rasch näher, und bald durchdrang das spitz ausgezogene Hoyle-Organ mühelos die vorher unverletzte Eimembran. Hierauf wurde mit einer zuckartigen Mantelkontraktion der gesamte Embryokörper ausgestossen.

Nach dem Austritt schrumpfte die straff gespannte Eihülle beträchtlich zusammen, und es konnte daran eine rundliche Schlüpföffnung festgestellt werden. Auch Wintrebert (1928, p. 501) stellte an der leeren Schale von *Sepia officinalis* eine abgerundete klaffende Ausgangsöffnung fest. Es muss angenommen werden, dass Enzyme aus dem Hoyle-Organ austreten und die Eihaut auflösen. Die Fermente sind nicht direkt sichtbar, doch sind sie gewiss tätig, da keine mechanische Druckwirkung auf das Chorion wahrgenommen wurde. Die Spitze der Hoyle-Drüse mag zwar in geringem Masse mechanisch beim Schlüpfprozess mit-

wirken, doch hat die chemische Einwirkung daran bestimmt den Hauptanteil. Bei den Sepioliden tritt nach Naef (1923, p. 109) während des Embryonallebens ein kleiner Stachel neben dem Hoyle-Organ auf, der vielleicht beim Schlüpfen mitwirkt. Das spitze Ausziehen der Hoyle-Drüse bei *Loligo* könnte diesen Stachel in gewissem Sinne nachahmen.

2. Versuch. — Eier mit schlüpfbereiten Embryonen wurden, anstatt in destilliertes Wasser, in Meerwasser eingelegt, das durch Verdampfen auf 8,6 % Salzgehalt konzentriert worden war. Von 5 in dieses Wasser eingelegten Eiern schlüpfte nach 2 Minuten bloss ein Embryo aus.

Um die toxische Wirkung des konzentrierten Meerwassers auf den Embryo zu mildern, wurde ein Ei nur kurze Zeit in konzentriertem Meerwasser belassen und hierauf in normales Meerwasser zurückgebracht. Auch diesmal trat der oben beschriebene Schlüpfvorgang ein.

Ich vermute, dass in den meisten Fällen, bei denen ein Schlüpfen misslang, die rasch und intensiv eintretende Giftwirkung den Embryonen keine Zeit mehr liess, ihre Schlüpfdrüse in Tätigkeit zu setzen.

Durch das Einlegen in destilliertes Wasser wird, wie im Teil III gezeigt wurde, die Eihülle gedehnt, was dem Embryo das Durchbohren der Eihülle sehr erleichtert. Beim Einlegen in konzentriertes Meerwasser schrumpft die Hülle aber im Gegenteil zusammen, sodass in konzentriertem Meerwasser nur sehr selten ein Schlüpfen erzielt werden konnte. Dass der osmotische Druck allein die Eier aber nicht zum Platzen bringen kann, zeigten Versuche, bei denen Eier mit abgestorbenen Embryonen in destilliertem Wasser belassen wurden, ohne dass ein Schlüpfen erfolgte, obgleich die Eier ihr Volumen noch beträchtlich vergrösserten.

3. Versuch. — Es interessierte mich, weiterhin zu erfahren, ob auch weniger vorgerückte Embryonen veranlasst werden können, die Eihülle zu verlassen. Naef (1928, p. 129) schreibt, dass die Embryonen zuletzt auch durch Reize (welcher Art ?) zum Ausschlüpfen veranlasst werden können. Von 2 Eiern, die Stadium 20 in destilliertes Wasser eingelegt wurden, gelang es einem Embryo, das Ei zu verlassen (Fig. 19). Auf Stadium 18 schlüpften 4 von 5 Embryonen völlig aus den Eiern aus. In frühern Stadien

bis Stadium 14 konnte in vielen Fällen (ca. 50 %) nur noch ein teilweises Schlüpfen der Embryonen erzielt werden, da die starke Giftwirkung des destillierten Wassers das völlige Austreten verhinderte. Meist erfolgte das Schlüpfen spätestens nach 15 Minuten; doch kann es auch erst längere Zeit nachdem der Embryo opak geworden ist, eintreten, da an der Stelle wo das Hoyle-Organ liegt, die Eihülle allmählich aufgelöst wird. Vor Stadium 14 wurde ein Ausschlüpfen nie beobachtet.

Fig. 19.
Ausschlüpfender Embryo von *Loligo vulgaris*.
(Leica 1×1)

Yung (1930) schreibt, dass das Hoyle-Organ auf Stadium 10 erscheint und auf Stadium 12 seine Tätigkeit beginnt (« les premiers grains commencent à apparaître au stad. 12 chez *Loligo* »). Die Ausscheidung ist aber dann noch zu gering, um das feste Chorion aufzulösen.

4. Versuch. — Es ist fernerhin interessant zu wissen, dass es erst von Stadium 20 an gelingt, Embryonen in intakten Laichgallerten, die in destilliertem Wasser eingelegt werden, zum völligen Schlüpfen zu veranlassen. Dabei gelingt es vielen Embryonen bis zur Aussenhülle vorzudringen, doch nur sehr wenigen, auch noch diese zu durchbohren. Dies ist wahrscheinlich eine Folge der raschen Giftwirkung des destillierten Wassers, das dem Embryo nicht mehr erlaubt, seine enzymatische Tätigkeit voll zu entfalten.

Fig. 20.
Stück der Peripherie eines *Loligo*-Eies. Durch die enzymatische Tätigkeit des Hoyle'schen Organes ist die innere Membran an einer Stelle aufgelöst worden.
Ch = Chorion; i. M. = innere Membran; p. F. = perivitelline Flüssigkeit mit « braunen Körpern ». (Stark vergrössert gezeichnet.)

Wie weit wird nun die Eihülle im Laufe der Entwicklung geschwächt ?

Wenn, wie Wintrebert (1928) dies anzunehmen scheint, die Eihülle allmählich

aufgelöst wird, müsste am Ende der Entwicklung die innere Chorionmembran teilweise oder gänzlich fehlen [1].

Einige Schlüpfversuche mit stark vorgerückten Embryonen, bei denen der Schlüpfprozess nur langsam vor sich geht, zeigen aber sehr deutlich, dass diese innere Eimembran (s. Teil III, p. 646) bis zum Schluss der Entwicklung normal bestehen bleibt. Bei herausgelösten Eiern, die in destilliertes Wasser eingelegt werden, löst der Embryo zuerst die innere Membran auf, und die perivitelline Flüssigkeit tritt (infolge des osmotischen Druckes) zwischen innere und äussere Eihülle (Fig. 20). Erst allmählich dringt dann der Embryo vor, um schliesslich auch die äussere Hülle zu durchbohren.

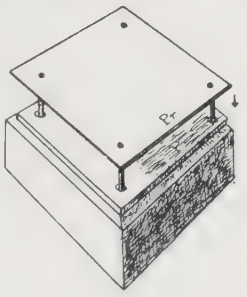

Fig. 21.
Druckapparat 1.

Ein Mass für den geringern Widerstand der Eihülle im Laufe der Entwicklung gibt uns die absolute Druckfestigkeit der Eier. Remotti (1926) schloss bei Eiern von murenoiden Teleostiern aus dem gleichzeitigen starken Abfall sowohl der Resistenz wie auch des Innendruckes der Eikapsel am 25. Tage der Entwicklung auf ein erstes Auftreten der Schlüpfenzyme an diesem Tage.

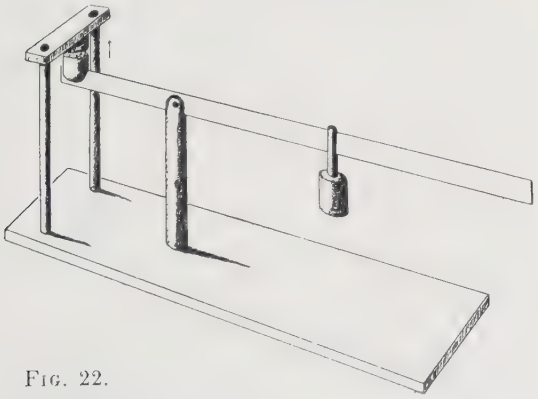

Fig. 22.
Druckapparat 2.

Wenn wir annehmen, dass der osmotische Druck der Eier der decapoden Cephalopoden im Laufe der Embryonalentwicklung konstant bleibt (Teil III), so ist die absolute Druckfestigkeit direkt von der Resistenz des Chorions abhängig. Zur Bestimmung der

[1] Vergl. Anmerkung auf Seite 667.

Druckfestigkeit der Eier wurden 2 Apparate konstruiert (Fig. 21, Fig. 22): Apparat 1 (Fig. 21) ist eine Modifikation des von Hein (1907) beschriebenen Druckapparates. Das Ei wird in die Mitte der Platte P gelegt und die Platte Pr, die reibungslos abwärts gleiten kann, so lange beschwert, bis das Ei platzt. Apparat 2 (Fig. 22) beruht auf dem Hebelprinzip. Die Gewichte werden soweit nach aussen geschoben, bis das Ei platzt. Dieser Apparat gestattet eine genauere Bestimmung der Druckfestigkeit, und die Druckwirkung ist gleichmässiger.

Leider sind die Eier von *Loligo* wegen ihrer Schlüpfrigkeit zur Messung der Druckfestigkeit nicht geeignet, und die Resultate sind zu schwankend. Dagegen eignen sich die Totaleier von Sepiiden gut dazu, und Tabelle XXIX stellt die erhaltenen Druckgewichte bei *Sepiola robusta* und *Sepietta* dar.

Die absolute Druckfestigkeit des Totaleies bei *Sepiola robusta* ist geringer als bei *Sepietta*. Bei beiden Arten nimmt aber die Druckfestigkeit von Stadium 15 auf Stadium 22 um ca. 50 % ab. Diese

Tabelle XXIX: *Absolute Druckfestigkeit der Total-Eier von Sepietta und Sepiola.*

Sepietta oweniana (?)		*Sepiola robusta*	
Stadium	Druckfestigkeit g	Stadium	Druckfestigkeit g
3	4000	3	3600
8	4000	8	3000
12	4000	12	(1600)
13	4400	15	3000
15	4400	22	1600
22	2400		

Abnahme im zweiten Teil der Entwicklung braucht aber keineswegs infolge von Enzymwirkung zu erfolgen, sondern kann auch durch die Spannung der Eihülle und damit ihrem Brüchigwerden erklärt werden; denn es wurde in Teil II gezeigt, dass bei den Sepioliden das Eivolumen in der zweiten Entwicklungshälfte besonders stark anwächst. Dadurch wird die Eihülle stark gedehnt und überdehnt. Die Überdehnung der Eihülle ist, wie Versuche zeigen, nach Stadium 8 besonders intensiv.

Da die Eier von *Sepiola* und *Sepietta* nicht so leicht in grösseren

Mengen gefunden werden, so fehlen leider Druckfestigkeitsbestimmungen zwischen Stadium 15 und Stadium 22. Doch machen es die Untersuchungen über den osmotischen Druck und über das allmähliche Wachstum der Eier sehr wahrscheinlich, dass die Druckfestigkeit nicht plötzlich, sondern stetig abnimmt.

Durch diese Schwächung der Widerstandskraft der Eihülle am Ende der Entwicklung wird natürlich der Schlüpfprozess des Embryos wesentlich erleichtert; doch geht aus den früher mitgeteilten Versuchen hervor, dass die Eihülle nicht allmählich im Laufe der Entwicklung verdaut, sondern durch plötzlich eintretende Enzymtätigkeit an einer Stelle aufgelöst wird [1]. Durch die Ueberdehnung ist die Eihülle am Ende der Entwicklung schon so brüchig geworden, dass sich der Schlüpfakt sehr erleichtert [2].

Zusammenfassend ergibt sich:

1. dass die als « Hoyle'sches Organ » beschriebene Drüse tatsächlich die Schlüpfdrüse darstellt. Dadurch bestätigen sich die Annahmen von Wintrebert (1928) und Yung Ko Ching (1930) in vollem Masse;
2. dass die *Loligo*-Embryonen durch Reizung (in diesem Falle durch ungünstige Umweltsbedingungen verursacht) von Stadium 14 an schon zum plötzlichen Ausschlüpfen gebracht werden können;
3. dass die Eihülle erst unmittelbar vor dem Schlüpfakt durch Enzyme verdaut wird, entgegen der Ansicht, dass eine allmähliche Auflösung erfolge.

Bemerkenswert ist die von Ranzi (1931, p. 112) ausgesprochene Behauptung, die Sekretion des vorderen Ektoderms sei allein fähig, das Chorion zu verdauen. Es scheint mir aber bei seinen Versuchen eine wesentliche Beteiligung der Hoyle-Drüse nicht ausgeschlossen, und es müssten diese Versuche bei Embryonen, deren Hoyle-Organ völlig zerstört ist, nochmals überprüft werden.

---

[1] Wintrebert (1928, p. 503) schreibt im Gegensatz dazu: « Il semble que chez les Céphalopodes le ramollissement des membranes externes se produise progressivement dans le dernier tiers de la vie ovulaire.

Dass kein Abbau der Hüllsubstanz während der ganzen Entwicklung erfolgt, dafür spricht auch das konstante Gewicht der Eihülle während der Entwicklung (Teil II).

[2] Viel schwerer ist das Schlüpfen für die Embryonen der Octopoden, da dort keine Dehnung der Membran erfolgt (vergl. Portmann 1933, p. 32).

ZUSAMMENFASSUNG DER RESULTATE.

I. Teil.

1. Die Laichgallerte von *Loligo* besteht aus einer Oviduktgallerte, in der die Eier eingebettet liegen, einer gewickelten Nidamentgallerte (aus den Nidament- und ev. akzessorischen Nidamentdrüsen stammend) und einer sog. Aussenhülle.

Die Laichpatronen der gleichen Ablage werden durch die sog. Fixationsgallerte zusammengehalten.

2. Beobachtungen des Laichprozesses, die die Struktur der Eiablage erklären könnten, fehlen.

3. Die Struktur der Eiablage von *Alloteuthis* stimmt fast völlig mit der von *Loligo* überein.

4. Auch die Totaleier von *Sepia* und *Sepietta* besitzen ausser einer festen Aussenhülle eine Ovidukt-, sowie eine gewickelte Nidamentgallerte.

II. Teil.

1. Die Laichpatronen von *Loligo* mit schlüpfbereiten Embryonen sind reicher an Wasser und mineralischen Stoffen als die eben abgelegten.

2. Der Wassergehalt der Hüllen bleibt konstant auf ca. 96,5 %.

3. Das Endgewicht des *Loligo*-Eies beträgt etwa das 33,6-fache des ursprünglichen Gewichtes; die Gewichtsvermehrung erklärt sich durch die Einlagerung von Wasser (von 60,4 auf 97,8 %), das aus dem Meere stammt.

4. Der Gewichtszuwachs der Eier von *Loligo* von einem Stadium zum nächstfolgenden ist bis Stadium 14 etwa doppelt so gross als später.

5. Der *Loligo*-Embryo vermehrt sein Gewicht im Laufe der Entwicklung um 345 %.

Im Laufe des Wachstums steigt sein Wassergehalt von 46,7 auf 76,9 %.

6. Ein Abbau der Eihülle findet während der Entwicklung nicht statt.

Der Wasserprozentsatz der Eihülle bleibt konstant auf 82 %.

7. Das Gewicht der perivitellinen Flüssigkeit nimmt im Laufe der Entwicklung um das 461-fache zu.

Ihre Menge ist im Vergleich zum Embryo am Anfange 4,5 mal kleiner, am Schlusse 32 mal grösser.

8. Das spezifische Gewicht des Eies nimmt im Laufe der Entwicklung von 1,145 auf 1,072 ab, das spezifische Gewicht des Embryos o. D. bleibt konstant (1,125), ebenso das der perivitellinen Flüssigkeit (1,07), während das spezifische Gewicht des äusseren Dottersackes von 1,145 auf 1,125 abnimmt.

9. Die Volumzunahme der Eier und Embryonen geht parallel zu ihrer Gewichtsvergrösserung.

10. Die Totaleier, Eier und Embryonen von *Sepiola robusta* und *Sepietta oweniana* (?) zeigen eine starke Vermehrung ihres Wassergehaltes im Laufe der Entwicklung.

Der Prozentsatz des Wassers in ihren Hüllen bleibt konstant auf ca. 90 %.

III. Teil.

1. Die Eischläuche von *Loligo* werden bei der Ablage optimal günstigen Strömungsbedingungen ausgesetzt. Dadurch werden die Embryonen vor dem Absterben bewahrt.

2. Durch die Entfernung der Hüllen tritt stets eine Hemmung der Volumvergrösserung der Eier ein, und ein Teil der Embryonen kann sich in solchen herausgeschälten Eiern nur dann entwickeln, wenn die Eier nahe der Wasseroberfläche in optimal günstiger Strömung gehalten werden.

Ist die Wasserzufuhr aber ungünstig, so vergrössert sich das

Eivolumen nicht, und die Embryonen gehen an Platzmangel zugrunde.

3. Die Hüllgallerten stellen keinen Schutz gegen osmotische Druckveränderungen des Aussenmediums dar.

4. Das Volumen des Eies von *Loligo* und *Sepiola* ist eine Funktion der osmotischen Druckdifferenz zwischen Ei und Aussenmedium.

5. Die in der perivitellinen Flüssigkeit vorhandenen osmotisch aktiven Stoffe stammen aus dem Embryo und zwar sind es einesteils Elektrolyte und Eiweisstoffe, andernteils sehr wahrscheinlich gasförmige Stoffe (CO_2), die nur bei günstiger Sauerstoffzufuhr und bei Belassung der Eier in ihren Hüllen normal zur Auswirkung gelangen.

6. Der osmotische Druck der Embryonen und Eier bleibt höchst wahrscheinlich während der ganzen Entwicklung konstant.

7. Der pH-Wert der perivitellinen Flüssigkeit ist geringer als der des Seewassers.

IV. Teil.

1. Versuche zeigten, dass die Hoyle'sche Drüse bei *Loligo*, wie dies schon von Wintrebert (1928) und Yung (1930) angenommen wurde, die Schlüpfdrüse darstellt.

2. *Loligo*-Embryonen können schon vom Stadium 14 an zum Schlüpfen veranlasst werden.

3. Die Eihülle wird erst unmittelbar vor dem Schlüpfakt durch Enzyme aufgelöst, entgegen der Ansicht, dass eine allmähliche Auflösung erfolge.

LITERATURVERZEICHNIS.

1912. Backman, E. L. und Runnström, J. *Der osmotische Druck während der Embryonalentwicklung von Rana temporaria.* Pflüger's Arch. ges. Physiol. 144.

1914. Backman, E.L. *Sur l'influence de la température sur la pression osmotique des œufs de Rana temporaria.* C. R. Soc. Biol. 66.

1914. Backman, E. L., Sundberg und Jansson. *Sur l'importance de l'oxygène pour l'augmentation de la pression osmotique chez les embryons de Rana temporaria.* C. R. Soc. Biol. 66.

1903. Bergmann, W. *Untersuchungen über die Eientwicklung bei Anneliden und Cephalopoden.* Ztschr. wiss. Zool.

1912. Bialascewicz, K. *Ueber das Verhalten des osmotischen Druckes während der Entwicklung bei Wirbeltierembryonen.* Arch. Entw. mech. Org. 34.

1906. Botazzi, F. *Sulla regulatione della pressione osmotica negli organismi animali.* Arch. Fisiol. 3.

1880. Brooks, W. K. *The development of the Squid (Loligo pealii).* Anniv. Mem. Bost. Soc. Nat. Hist.

1832. Cuvier, G. *Sur les œufs de la Seiche.* Nouv. Ann. de Mus. 1.

1931. Dakin, W. J. and Edmonds, E. *The regulation of the salt contents of the Blood of Aquatic Animals and the Problem of the Permeability of the Bounding Membranes of Aquatic Invertebrates.* Aust. Journ. Exp. Biol. 8.

1908. Döring, W. *Ueber Bau und Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden.* Ztschr. wiss. Zool. 91.

1911. Drew, G. A. *Sexual activities of the Squid (Loligo pealii). 1. Copulation, egg-laying and fertilization.* Journ. Morph. 22.

1909. Enriques, P. *Wachstum und seine analytische Darstellung.* Biol. Ctbl. 29.

1923. Fauré-Frémiet, E. et Dragoiu, J. *Le premier cycle de croissance du têtard de Rana temporaria.* Arch. int. Physiol. 21.

1902. Fürth, O. *Ueber Glykoproteide niederer Tiere.* Beitr. chem. Physiol. u. Path. 1.

1926. Gray, J. *The growth of Fish. I. The relationship between embryo and yolk in Salmo fario.* Brit. Journ. Exp. Biol. 4.

1929. —— *The Kinetics of Growth.*, ibid. 6.

1925. Grimpe, G. *Zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Nordsee.* Wiss. Meeresunt. N. F. Abt. Helgoland 16, 3.

1926. —— *Biologische Beobachtungen an Sepia officinalis.* Verh. Zool. Ges.

1902. Hamburger, J. *Osmotischer Druck und Jonenlehre.*

1933. Harant, H. und Jecklin, L. *Polychaeten als Parasiten der Laichgallerten von Loligo.* Rev. suisse Zool. 40.

1907. Hein, W. *Ueber die absolute Druckfestigkeit der Bachforelleneier.* Allg. Fisch. Ztg. NF. 22.

1928. Hertling, H. *Beobachtungen und Versuche an Eiern von Littorina und Lacuna.* Wiss. Meeresunt. Abt. Helgoland 17, 2.

1928. Hykes, O. V. *Rôle de l'enveloppe gélatineuse de l'œuf dans la première période du développement de la grenouille.* C. R. Soc. Biol. 98.

1888. Joubin, L. *Sur la ponte de l'Elédone et de la Seiche.* Arch. Zool. Exp. 6.

1844. Kölliker, A. *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden.* Zürich 1844.

1893. Korschelt, E. und Heider, K. *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere.* Jena 1893.

1926. Kronfeld, P. und Scheminsky, F. *Beiträge zur physikalisch-chemischen Biologie der Forellenentwicklung.* II. *Wachstum, Dotterresorption und Wasserhaushalt.* Arch. f. Entw. Mech. 107.

1931. Lindahl, E. *Apparat zur Volumbestimmung lebender Pflanzen und Tiere.* Publ. Staz. Zool. Napoli 9.

1908. Loeb, J. *Ueber die osmotischen Eigenschaften und die Entstehung der Befruchtungsmembran beim Seeigelei.* Arch. f. Entw. Mech. 26.

1915. Mc Clendon, J. F. *The preservation of the life of Frogs egg and the initiation of development by increase of permeability.* Amer. Journ. Physiol. 38.

1923, 1928. Naef, A. *Die Cephalopoden.* I. Teil, Bd. 1 und 2. Fauna e Flora Golfo di Napoli. Monogr. 35.

1930-31. Needham, J. *Chemical Embryology* I-III. Univ. Press. Cambridge.

1933. Portmann, A. *Observations sur la vie embryonnaire de la pieuvre (Octopus vulgaris Lam.).* Arch. Zool. exp. 76.

1926. Ranzi, S. *La circolatione del liquido perivitellino nell'uovo dei Cefalopodi durante lo sviluppo embrionale.* Boll. Soc. Nat. Napoli 38.

1929. —— *Suscettibilità differenziale nello sviluppo dei Cefalopodi.* Publ. Staz. Zool. Nap. 9.

1930. Ranzi, S. *L'accrescimento dell'embrione dei Cefalopodi.* Roux. Arch. Entw. Mech. 121.

1931. —— *Sviluppo di parti isolati di embrioni di Cefalopodi.* Publ. Staz. Zool. Nap. 11.

1932. —— *Le basi-fisio-morfologiche dello sviluppo embrionale dei Selaci.* Ibid. 12.

1925. Remotti, E. Mem. Roy. Com. Talassografico Ital. 116.

1929. —— *Ricerche sulla fisio-morfologia dell'albume di uova di uccelli.* Ric. Morf. 9.

1928. Romeis. *Taschenbuch für mikroskopische Technik.* 1928.

1902. Schaper, A. *Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums.* Arch. Entw. Mech. 14.

1930. Scheminsky, F. Arch. ges. Physiol. 223.

1930. Schlieper,C. *Die Osmoregulation wasserlebender Tiere.* Biol. Rev. Cambridge 5.

1929. Schmalhausen, J. *Die Wachstumskonstante bei Haussäugetieren nebst Bemerkungen über die Theorie des organischen Wachstums.* Arch. Entw. Mech. 114.

1905. Schweikart, A. *Beiträge zur Morphologie und Genese der Eihüllen bei Cephalopoden und Chitonen.* Zool. Jahrb. Suppl. 6.

1929. Svetlov, F. *Entwicklungs-physiologische Beobachtungen an Forelleneiern.* Arch. f. Entw. Mech. 114.

1925. Tabulae Biologicae.

1908. Tangl, F. *Untersuchungen über die Beteiligung der Eischale am Stoffwechsel des Eiinhaltes während der Bebrütung.* Arch. Physiol. 121.

1881. Ussow, M. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.* Arch. Biol. II.

1885. Vialleton, L. *Sur la fécondation chez les Céphalopodes.* C. R. Soc. Biol. 101.

1926. Voss, H. *Entwicklungs-physiologische Untersuchungen am Froschei (Rana fusca).* Arch. Entw. Mech. 107.

1907. Wetzel, G. *Entwicklung des Ovarialeies und des Embryos, chemisch untersucht mit Berücksichtigung der gleichzeitigen morphologischen Veränderungen.* Arch. Physiol.

1928. Wintrebert, P. *L'éclosion par digestion de la coque chez les Poissons, les Amphibiens et les Céphalopodes dibranchiaux décapodes.* C. R. Ass. Anat. Réun. Prague.

1930. Yung Ko Ching. *Contribution à l'étude cytologique de l'ovogénèse, du développement et de quelques organes chez les Céphalopodes.* Ann. Inst. Océan. Monaco NS, 7.